

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Ondřej Červenka

Evoluce fyziologických adaptací rostlin při výstupu na souš

Evolution of physiological adaptations of plants during dry land colonization

Bakalářská práce

Školitel: prof. RNDr. Viktor Žárský, CSc.

Praha, 2020

Poděkování:

Rád bych poděkoval především prof. RNDr. Viktorovi Žárskému, CSc. za jeho přínosné rady, ochotu a věnovaný čas. Poděkování za velkou podporu patří mé rodině i přátelům, zejména těm ze seskupení Biotrio.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 10. 8. 2020

.....

Ondřej Červenka

Abstrakt

Terrestrializace, čili výstup rostlin z vody na souš a následná kolonizace těchto nových habitatů, se odehrála přibližně před 480 miliony lety. Tato událost stojí za výraznými změnami povrchu planety a umožnila zformování moderních terestrických ekosystémů. Je s ní spojena řada morfologických, anatomických a fyziologických přizpůsobení, bez nichž by suchozemské rostliny nebyly schopny nově osídlené habitaty ovládnout. Cílem této práce je shrnout dosavadní poznatky o možném předchůdci suchozemských rostlin, a to na základě fosilních pozůstatků a fylogenetických studií. V kapitole zabývající se makrofosíliemi je vyzdvížen význam skotské lokality u obce Rhynie a popis nejstarší cévnaté suchozemské rostliny *Cooksonia barrandei*. Pozornost je dále věnována střídání generací v rámci životního cyklu, a to včetně stručného exkurzu do historie studia a popisu rodozměny u rhyniofytních rostlin. Popsány jsou také molekulární aspekty této problematiky, zdůrazněna je zejména role biopolymerů a fytohormonů.

Klíčová slova: výstup na souš, evoluce rostlin, fyziologické adaptace, paleobotanika

Abstract

Terrestrialization, the transition of plants from water to land and the subsequent colonization of these new habitats, took place approximately 480 million years ago. This event caused significant changes in the planet's surface and enabled the formation of modern terrestrial ecosystems. It is associated with a number of morphological, anatomical and physiological adaptations, without which terrestrial plants would not be able to control newly inhabited habitats. The aim of this thesis is to summarize current knowledge about the possible ancestor of land plants, based on fossil remains and phylogenetic studies. The chapter dealing with macrofossils highlights the importance of the Scottish locality near the village of Rhynie and the description of the oldest vascular land plant *Cooksonia barrandei*. Attention is also paid to the alternation of generations within the life cycle, including a brief excursion into the history of the study and a description of the metagenesis of rhyniophytes. Molecular aspects of this issue are also described, especially the emphasis on the role of biopolymers and phytohormones.

Key words: dry land ascent, plant evolution, physiological adaptations, paleobotany

Obsah

Abstrakt	ii
Abstract	ii
Obsah.....	iii
1. Úvod	1
2. Proces terestrializace a změny s ním spojené	2
2. 1. Datování terestrializační události	3
3. Fosilní doklady terestrializace	4
3. 1. Mikrofosílie	4
3. 2. Makrofosílie	5
3. 2. 1. Rhyniové rohovce	5
3. 2. 2. Cooksonia barrandei	7
4. Fylogenetické aspekty terestrializace	9
4. 1. Předek suchozemských rostlin	11
4. 1. 1. Charales a Coelochaetales	11
4. 1. 2. Zygnematales	12
4. 2. Fylogenetická pozice hlevíků	14
5. Životní cykly	15
5. 1. Od haplobiontního k diplobiontnímu životnímu cyklu	15
5. 2. Střídání generací	16
5. 2. 1. Historie studia	17
5. 2. 2. Střídání generací u rhyniofytních rostlin	20
6. Molekulární aspekty terestrializace	23
6. 1. Biopolymery	24
6. 1. 1. Sporopolenin	24
6. 1. 2. Lignin	25
6. 1. 3. Kutin	27
6. 1. 4. Suberin	28
6. 2. Fytohormony	29
7. Závěr	31
8. Použitá literatura	32

1. Úvod

Výstup rostlin na souš představoval z evolučního pohledu významnou událost. Některými autory bývá dokonce přirovnáván ke kambrické explozi. Na rozdíl od ní však nebylo procesu terestrializace v dřívějších dobách věnováno tolik pozornosti. To dokládá i fosilní pozůstatek zřejmě nejstarší terestrické cévnaté rostliny *Cooksonia barrandei* – byl správně identifikován a popsán teprve po 150 letech od svého nalezení.

Bakalářská práce si klade za cíl shrnout znalosti o prvních typech suchozemských rostlin. Zahrnuje dva různé pohledy na studium této problematiky.

Historicky starším z nich je výzkum fosilních pozůstatků, zejména spor a fragmentů pletiv. Výrazný posun v oboru paleobotaniky představovalo objevení lokality nedaleko skotské obce Rhynie. Zdejší rohovce, bohaté na výjimečně zachované fosílie, byly překryty vodou z vulkanických pramenů. Došlo tak k *in situ* zakonzervování celého ranědevonského, doposud nejstaršího známého terestrického ekosystému.

Druhým přístupem jsou fylogenetické analýzy. Ty se snaží zmapovat evoluční vztahy mezi jednotlivými vývojovými liniemi a odhalit předka suchozemských rostlin. Spolu s rozvojem vědy a získáním nových informací se měnil i pohled na to, která linie dala terestrické flóře vzniknout. Zřejmě to byla některá ze skupin pokročilejších streptofytních zelených řas. Pracovalo se s hypotézou, že by mohlo jít o řády Charales a Coelochaetales, v současné době se však vědci přiklání k možnosti, že suchozemské rostliny vznikly ze spájkivých řas obývajících sladkou vodu (řád Zygnematales).

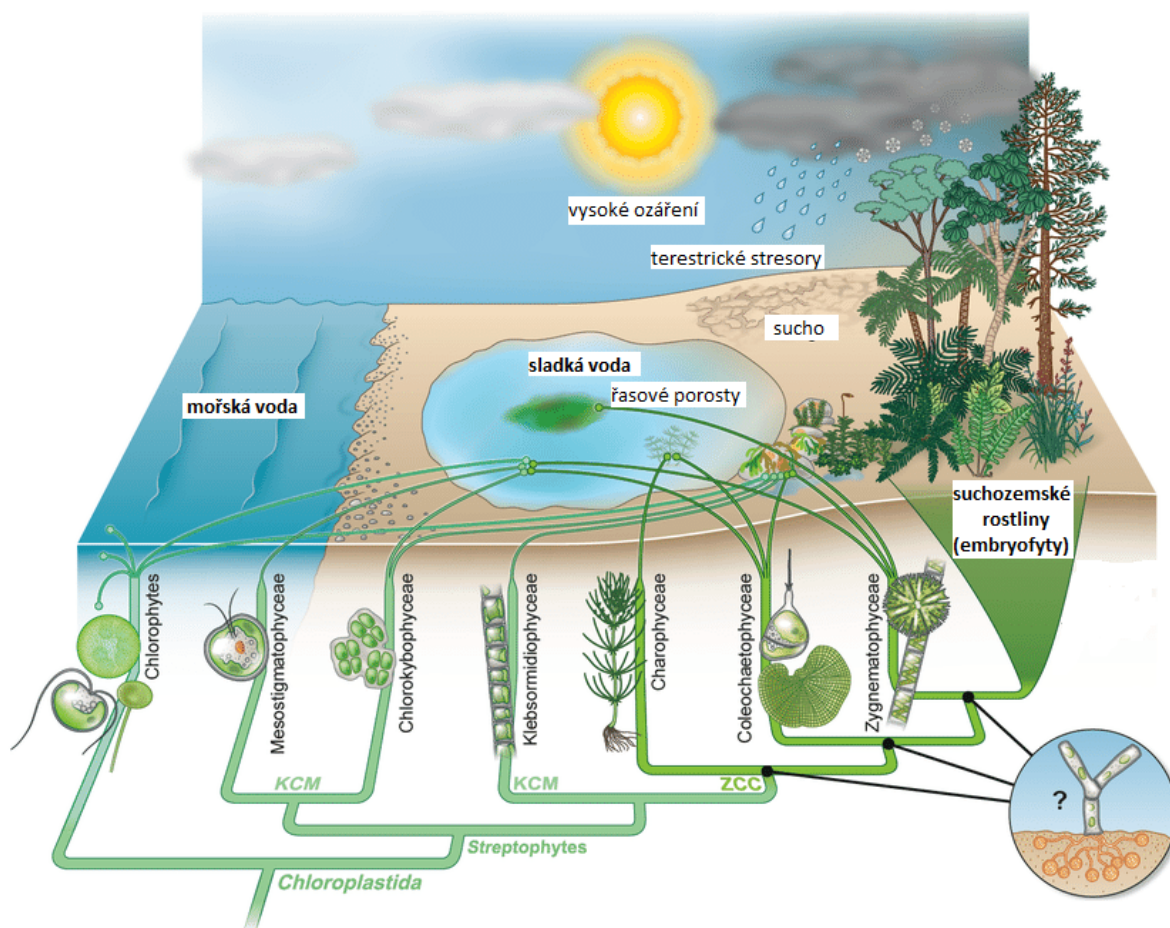
K uskutečnění přechodu rostlin na souš a její úspěšné kolonizaci byla nezbytně nutná sada morfologických, anatomických a fyziologických adaptací – ty jim umožňovaly vyrovnat se se stresovými podmínkami způsobenými změnou jejich životního prostoru.

I tyto změny jsou, spolu s uplatňovaným střídáním generací v rámci životního cyklu rostlin, v práci obsaženy. Z molekulárních aspektů je věnována zvláštní pozornost důležitým biopolymerům (sporopolenin, lignin, kutin a suberin) a fytohormonům.

2. Proces terrestrializace a změny s ním spojené

Proces **terrestrializace**, čili výstup rostlin z vodního prostředí na souš a její následná kolonizace, představuje klíčovou evoluční událost, která vedla k turbulentní radiaci a diverzifikaci mnoha řádů a čeledí suchozemských rostlin a umožnila paralelní rozvoj suchozemských faun. Organismy následně svým působením v nově kolonizovaných habitatech velkou měrou změnily vzhled terestrických ekosystémů, původně spíše vyprahlých oblastí pokrytých řasovými nárosty s podmínkami nepříznivými nejen životu rostlin.

Kromě řas se v terestrických habitatech před osídlením suchozemskými rostlinami vyskytovaly například houby či bakterie včetně sinic v mělkých kalužích (Westall and Southam, 2006), pravděpodobně i lišejníky. Tyto organismy však neměly tak významný vliv na utváření terestrických ekosystémů, jaký měly právě suchozemské rostliny.



Obr. č. 1: Schéma terrestrializace a kolonizace suchozemských habitatů. KCM = bazálněji se oddělující klad spojující třídy Klebsormidiophyceae, Chlorokybophyceae a Mesostigmatophyceae; ZCC = výše se oddělující klad spojující třídy Zygnematophyceae, Coleochaetophyceae a Charophyceae (Vries and Archibald, 2018).

Geomorfologické změny zemského povrchu zahrnovaly zejm. zrychlení tvorby půdy (tzv. procesu pedogeneze) a následné změny vodních poměrů v půdě vlivem činnosti organismů. Nastalé změny se projevíly také na klimatu – po kolonizaci souše rostlinami poklesla koncentrace oxidu uhličitého v atmosféře vlivem fixace fotosyntetizujícími rostlinami (Lenton et al., 2012) a zvětrávání hornin (Kenrick et al., 2012). Na zvětrávání mělo vliv jak fyzikální působení kořenových systémů na půdu, tak i působení chemické, zejm. prostřednictvím kyselin vylučovaných do rhizosféry (Jones and Dolan, 2012).

Ke zdárnému průběhu kolonizace zemského povrchu byl nezbytně nutný soubor mnoha různých evolučních adaptací a inovací, protože život v terestrických habitatech se pochopitelně v mnoha ohledech odlišuje od života ve sladkých vodách. Ty jsou totiž považovány za „kolébku“ předků suchozemských rostlin.

Organismy žijící ve vodě se nepotýkají s účinkem gravitace - stélky řas jsou nadnášeny vodou a není proto nutné investovat energii do tvorby mechanických pletiv zajišťujících oporu jejich těla a vzpřímenou pozici. To je však nutné v terestrických habitatech, kde tato možnost chybí a uplatňuje se gravitotropický růst zprostředkovaný fytohormonem auxinem.

S tímto problémem také úzce souvisí další z nutných adaptací - rozvoj vodivých pletiv. Vodní organismy mohou přijímat vodu (a spolu s ní i potřebné živiny) celým svým povrchem, kdežto u těch terestrických musely pro efektivní transport vody a živin vzniknout specializované dráhy.

Rostliny žijící ve vodě jsou permanentně vystaveny jejímu účinku, nemusí proto řešit problém s udržením stálého množství vody ve svých buňkách. To se však změnilo s procesem terestrializace.

Nevýhodná je pro vodní rostliny silná kutikula a borka, jejichž přítomnost snižuje růst a efektivitu metabolismu (Stebbins and Hill, 1980). V terestrických habitatech jsou však tyto struktury výhodné.

2. 1. Datování terestrializační události

Terestrializace se datuje do období mezi středním kambriem a raným ordovikem – tj. před 515,2 – 473,5 miliony lety (Puttick et al., 2018), podle jiných zdrojů před 515,1 – 470,0

miliony lety (Morris et al., 2018). Většina dostupných dat ukazuje spíše na kambrický původ, starší studie však terestrializaci řadily do období pozdního siluru, čili do doby přibližně před 480 miliony lety (Kenrick et al., 2012; Magallón et al., 2013). V této době povrch Země ovládla Embryophyta (tj. suchozemské rostliny – v češtině také embryofyta). Tracheofyty (tj. cévnaté rostliny) se pravděpodobně objevily v období mezi pozdním ordovikem a pozdním silurem (450,8 – 419,3 milionů let). Časové zasazení časného vývoje suchozemských rostlin do kontextu dalších evolučních událostí je nutné pro studium koevoluce rostlin a terestrického prostředí. Vychází se zejména z metody tzv. molekulárních hodin, a to z důvodu nedostatečného množství megafosilií časných embryofytů. Jednotlivé časové údaje se liší v závislosti na použité metodě datování a topologii fylogenetického stromu (tj. způsobu větvení, samotném určení vztahů mezi sledovanými sekvencemi) (Morris et al., 2018).

3. Fosilní doklady terestrializace

3. 1. Mikrofosílie

Nejstarší fosilní záznamy suchozemských rostlin představují mikroskopické spory. Ty patří mezi tzv. **mikrofosílie** a jsou v horninách ve velkém množství hojně zastoupené. Specifické spory spojující se do dvojic (čili dyád) či čtveřic (čili tetrád) se označují jako **kryptospory** a jsou typické pro embryofyty (rostliny nesoucí kryptospory se označují jako kryptofyty).

Zřejmě nejstarší spory byly datovány do doby přibližně před 475 miliony let, čili středního ordoviku (Llanvirn). Byly nalezeny na území Saudské Arábie spolu s fosilizovanými chitinovci a akritarchy (Strother et al., 1996). Nejedná se však o jedinou lokalitu – spory tohoto typu byly evidovány i na našem území.

Do sběrné skupiny akritarchů jsou zahrnuty mikrofosílie s organickými schránkami, jejichž pozice v taxonomickém systému je nejasná. Spadají sem např. obrněnky či cysty řas.

Významná naleziště mikrofosilií se vyskytují i v Ománu, kde byly nalezeny fragmenty svrchněordovických rostlin se sporami ve zbytcích sporangií, jež svou ultrastrukturou stěn vykazují afinity se sporami jatrovek (Wellman et al., 2003).

V souvislosti se studiem mikrofosílií (jejich morfologií, ultrastrukturou a rozptýlením) vědci naráží na častý problém – nedostatek důkazů, podle nichž by bylo možné fosilizované spory přiřadit ke konkrétnímu rostlinnému druhu. Lze se tak jen domýšlet, jak vypadala stélka mateřského organismu.

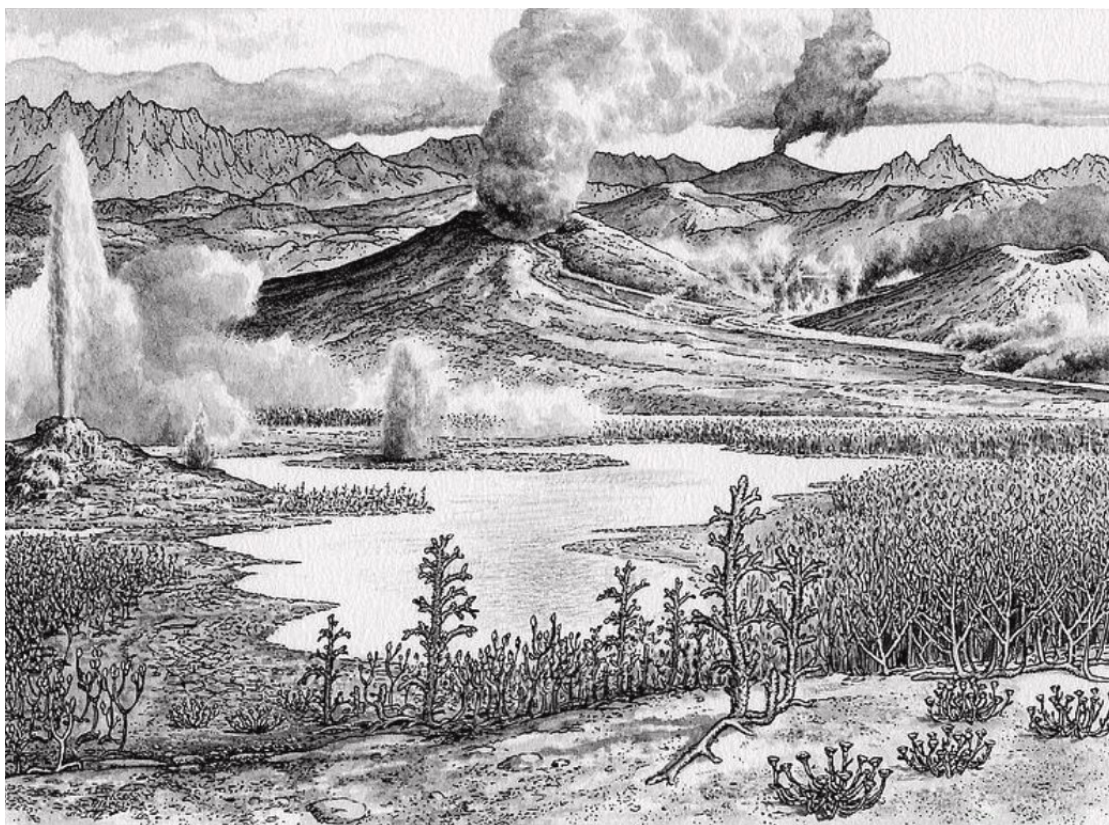
3. 2. Makrofosílie

Prvním výrazným mezníkem v historii objevů fosilizovaných fragmentů primitivních cévnatých rostlin byl rok 1859, kdy kanadský geolog a paleobotanik Sir John William Dawson v oblasti Gaspé v Novém Skotsku objevil a následně popsal *Psilophyton princeps*, devonskou rostlinu tvořenou vzpřímenými, bezlistými, dichotomicky se větvcími osami, které vyrůstají z horizontálně uloženého oddenku nebo-li rhizomu (Hueber and Banks, 1967). Ani nové vzorky z roku 1871 však nepřiměly tehdejší vědeckou komunitu k docenění významu těchto objevů. Zlom nastal až roku 1888 po objevu dalších vzorků rostlin s vodivými pletivy.

Mezi **makrofosílie** se řadí relativně komplexní fosílie organismů, které lze pozorovat pouhým okem. Nejstarší z nich pochází z období pozdního siluru před 425 miliony lety, tj. 50 milionů let po objevu prvních spor (Wellman et al., 2003). Období rozprážené mezi výskytem mikrofosílií a makrofosílií je z hlediska výzkumu značně problematičtější z důvodu absence fosilních pozůstatků.

3. 2. 1. Rhyniové rohovce

Název skupiny primitivních cévnatých rostlin „Rhyniophyta“ byl odvozen od názvu jejich naleziště s mimořádným paleobiologickým významem. Tím je vesnice Rhynie nacházející se ve skotské správní oblasti Aberdeenshire. Objevitelem lokality, nacházející se několik set metrů severozápadně od obce, byl skotský geolog William Mackie, který v letech 1910–1913 mapoval západní pobřeží rhynijské pánve. O botanický průzkum se zasloužili Robert Kidston a William Lang v letech 1917–1921.



Obr. č. 2: Lokalita Rhynie Chert (rhynijské rohovce) na ilustraci Johna Sibbicka.

Stáří lokality je datováno do dob počátků terestrializace půdy před 410 mil. lety, tj. do období raného devonu (Rice et al., 1995). Recentní palynologické studie upřesňují stáří na geologické stupně Pragian (411.2 ± 2.8 až 407.0 ± 2.8 mil. let) – raný Emsian (407.0 ± 2.8 až 397.5 ± 2.7 mil. let) (Wellman, 2006).

Zdejší vrstvy tzv. **rhyniových rohovců** (Rhynie chert) obsahují nejen kompletní rostlinné fosílie s výjimečně zachovalými strukturními detaily (mj. rozlišitelné buněčné stěny a průduchy, detekovatelné zbytky ligninu nebo důkaz průniku houbových hyf do rostliny naznačující procesy dekompozice a mykorhizy), ale i fosilizované řasy, sinice, houby, lišejníky a živočichy (zejm. členovce).

První publikace Kidstona a Langa (1917–1921) o rhyniových rohovcích popisovaly 4 zde nalezené rostlinné druhy, konkrétně *Rhynia major*, *R. gwynne-vaughanii*, *Hornea lignieri* a *Asteroxylon mackiei*. V důsledku dalšího studia lokality později přibyly nově objevené druhy vč. *Nothia aphylla* a *Trichopherophyton teuchansii* (Lyon and Edwards, 1991).

Dokonalou konzervaci fosílií v horninách tvořených jemnozrnnými rohovci umožnila hydrotermální aktivita. Voda z vulkanických pramenů, bohatá na oxid křemičitý, překryla raný terestrický ekosystém a následně došlo k rychlé a silné silicifikaci, čímž se *in situ* zakonzervovala celá lokalita. Rhyniové rohovce tak představují nejstarší dosud objevený *in situ* zakonzervovaný terestrický ekosystém a zároveň jeden z nejstarších doposud známých subaerických hydrotermálních systémů (Rice et al., 1995).

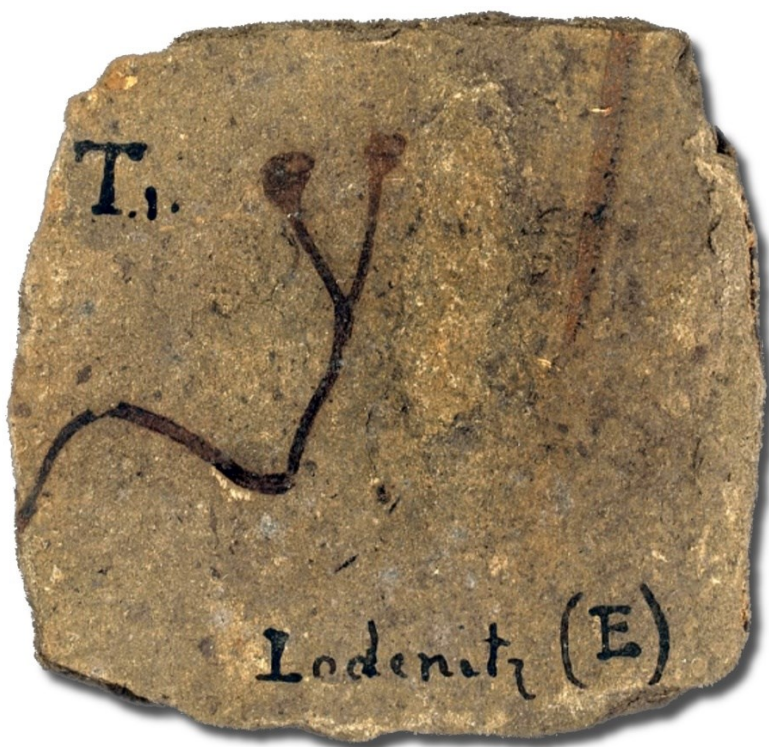
Rostliny z rhyniových rohovců lze obecně charakterizovat jako dichotomicky větvené (vidličnaté), bezlisté prýty (zvané též „telomy“ dle Zimmermannovy telomové teorie z roku 1930). Ty vyrůstaly z horizontálního podzemního nebo nadzemního oddenku, přičemž některé osy nesou na svých vrcholech terminální sporangia.

3. 2. 2. *Cooksonia barrandei*

Makropaleontologickými výzkumy byly identifikovány sporofyty doposud nejstaršího známého zástupce suchozemských cévnatých rostlin. Popsán byl jako *Cooksonia barrandei* a jeho stáří se odhaduje přibližně na 432 milionů let. Stáří nálezů bylo určeno na základě graptolitové fauny nacházející se v lokalitě Špičatý vrch–Barrandovy jámy nedaleko Loděnic na Berounsku (tzv. oblast Barrandienu), kde byla *Cooksonia* objevena. Tato oblast ležela v době, kdy *Cooksonia* žila, na severním okraji superkontinentu Gondwana (Libertín et al., 2018a).

Fosílii objevil významný francouzský paleontolog **Joachim Barrande** (1799 – 1883). Ve své době jí nebyla věnována dostatečná pozornost – nález, zařazený do sběrné skupiny řas *Fucoides* a umístěný do depozitáře Národního muzea, tak upadl v zapomnění. Znovuobjevena byla *Cooksonia barrandei* až roku 2012, kdy byla doceněna její důležitost.

Tělo cooksonií, dnes již vyhynulých, bylo tvořeno dichotomicky větvenými bezlistými prýty. Terminální části některých prýtů nesly kruhovitá až elipsová sporangia o průměru 3-5 mm. Z nich se uvolňovaly silnostěnné triletní spory o velikosti 10-15 μm , někdy tvořící tetrády (Libertín et al., 2018b). Vodivá pletiva svou stavbou připomínala tracheidy.



Obr. č. 3: Fosilní pozůstatek *Cooksonia barrandei* – nález Joachima Barranda; zdroj: časopis Vesmír.

Z hlediska taxonomie *Cooksonia* spadá do oddělení Protracheophyta (někdy také Cooksoniophyta). Spolu se třemi dalšími odděleními (Rhyniophyta, Zosterophyllophyta a Trimerophytophyta) pak toto oddělení dává vzniknout skupině rostlin označované jako „rhyniové“ nebo také „psilofytů“ rostliny“. Některé prameny navíc vymezují tzv. cooksonoidy nebo-li rhyniophytoidy.

Dříve byly rostliny ze všech 4 jmenovaných oddělení řazeny do jediného řádu, který představoval sběrnou skupinu všech raných suchozemských cévnatých rostlin (často od sebe navzájem velmi odlišných). To se změnilo roku 1975, kdy Harlan P. Banks navrhnul dělení rostlin do 3 pododdělení: Rhyniophytina, Zosterophyllophytina a Trimerophytina. V současné době se používá převážně dělení do 3 oddělení: Rhyniophyta, Zosterophyllophyta a Trimerophytophyta.

Dříve popsané fosílie byly vysoké maximálně 2,5 cm. Předpokládalo se, že tyto primitivní rostliny nefotosyntetizovaly a neměly ještě zcela vyvinutá vodivá a mechanická pletiva. Obvyklá malá velikost cooksonoidů vedla k hypotéze, podle které jejich životní cyklus připomíná ten u moderních mechorostů (Boyce, 2008). Průměr sporofytu dosahoval u rodu *Cooksonia* pod 1 mm, přičemž tato hodnota byla definována jako limitní pro efektivní průběh fotosyntézy a dalších fyziologických procesů. Tyto domněnky o 10 let později vyvrátil objev přibližně 6 cm vysoké *Cooksonia barrandei*. Ta je důkazem, že tyto rostliny byly, vzhledem

ke svým vyvinutým pletivům, schopny samostatné existence, čili byly nezávislé na gametofytu (Libertín et al., 2018a).

4. **Fylogenetické aspekty terestrializace**

Už od svého vzniku biologii doprovází snahy vědců roztřídit organismy do určitých hierarchických kategorií. Do historie se výrazně zapsal švédský biolog a průkopník binomické nomenklatury **Carl Linné** (1707 – 1778) se svou kategorizací na základě morfologických znaků (např. počtu květních částí). Opačným přístupem byla snaha o vytvoření přirozených systémů, a to na základě srovnávacích studií zahrnujících anatomii, morfologii, biochemii, biogeografii či statistiku. Nevýhodou těchto systémů je však komplikované studium příbuzenských vztahů organismů.

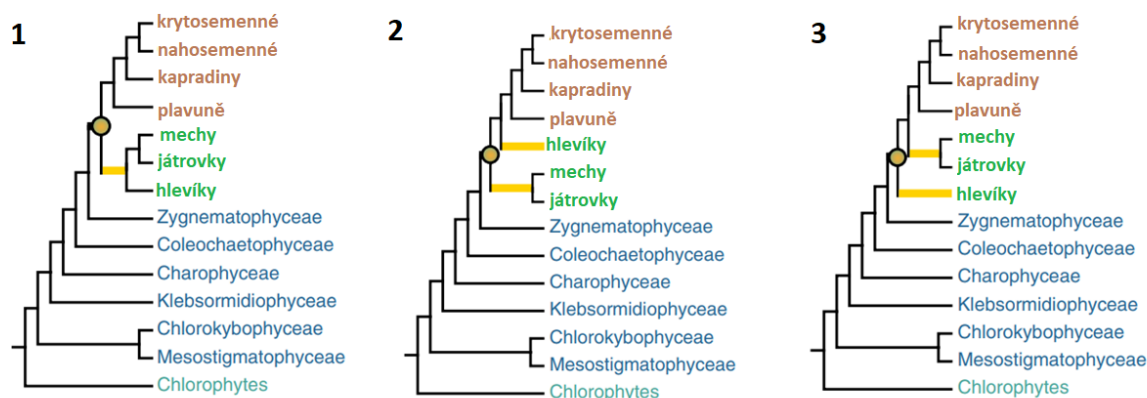
Ty jsou nejlépe vyjádřeny prostřednictvím fylogenetických systémů rozvíjejících se na základě evoluční teorie britského přírodovědce **Charlese Darwina** (1809 – 1882). Evoluční vztahy mezi jednotlivými skupinami rostlin jsou nejlépe zobrazeny fylogenetickými stromy (též kladogramy či dendrogramy). Jejich průkopníkem byl **Ernst Haeckel** (1834 – 1919), německý biolog, který jako první použil termín „fylogeneze“. Vědní obor, jehož náplní je vývoj druhu v evolučním procesu, čili fylogeneze, se označuje jako fylogenetika nebo-li kladistika.

Přesná rekonstrukce fylogenetických vztahů je nutná pro výzkum evoluce vlastností rostlin, které přispěly ke klíčovým inovacím rostlin v suchozemském prostředí – např. studium vývoje embrya, semen, květů či vodivých pletiv (Wickett et al., 2014). Výrazný pokrok ve fylogenetice umožnil rozvoj molekulární biologie, přesto však zůstává řada vztahů mezi liniemi nevyřešena, výstupy fylogenetických studií se často neshodují nebo si dokonce protirečí. Důvodem nedostatečné přesnosti v odhalování vztahů mezi liniemi je bezpochyby nedostatečné vzorkování taxonů, z biologických důvodů jmenujme např. horizontální přenos genů mezi některými rostlinnými liniemi (Puttick et al., 2018).

Při stanovování dendrogramů vyjadřujících vztahy v rámci linií řas a suchozemských rostlin nelze s jistotou považovat jen jednu variantu za správnou a jedinou možnou. Puttick et al. (2018) vytvořili 3 nejpravděpodobnější scénáře možného větvení rostlinných linií. Touto

hypotézou se ve svých studiích zabývali i jiní autoři, vyvozené závěry se s těmito scénáři shodují (Wickett et al., 2014).

- 1) Mechorosty (bezcévné rostliny; linie zahrnuje mechy, játrovky a hlevíky) jsou monofyletického původu a představují sesterskou skupinu k tracheofytům (cévnatým rostlinám; linie zahrnuje plavuně, kapradiny a semenné rostliny – nahosemenné a krytosemenné) (Puttick et al., 2018);
čili [(hlevíky, [mechy, játrovky]), tracheofyty] (Wickett et al., 2014).
- 2) Mechy a játrovky jsou monofyletického původu, hlevíky představují sesterskou skupinu k tracheofytům (Puttick et al., 2018);
čili [(játrovky, mechy), (hlevíky, tracheofyty)] (Wickett et al., 2014). Klad spojující mechy a játrovky představuje nejraněji se oddělující klad (Puttick et al., 2018).
- 3) Pouze mechy a játrovky jsou monofyletického původu, hlevíky představují sesterskou skupinu ke všem suchozemským rostlinám (Puttick et al., 2018);
čili (hlevíky, ((játrovky, mechy), tracheofyty)) (Wickett et al., 2014). Samostatné hlevíky představují nejraněji se oddělující klad (Puttick et al., 2018).



Obr. č. 4: Možné podoby fylogenetických stromů; čísla odpovídají výše uvedeným scénářům (Delaux et al., 2019).

Kromě těchto nejvíce protežovaných možností existují i alternativní hypotézy, jako např. [mechy (játrovky [hlevíky, tracheofyty])] (Wickett et al., 2014).

Mechy a játrovky (včetně posledního společného předka a všech jejich potomků) jsou ve všech těchto teoriích spojené do kladu pojmenovaného **Setaphyta**. Název byl odvozen

od sporofytické struktury nesoucí toboleku, která se označuje jako „seta“, česky „štet“.
U hlevíků je tato struktura redukována.

Tento fylogeneticky ustanovený klad (nikoliv na základě apomorfí) se tedy jínými slovy:

- a) jeví jako sesterský k tracheofytům (dle výše uvedeného scénáře č. 3);
- b) jeví jako sesterský ke kladu spojujícímu tracheofyty s hlevíky (dle výše uvedeného scénáře č. 2);
- c) zahrnuje do kladu zahrnujícího všechny 3 linie mechorostů a podporuje tak domněnku o monofyletickém původu mechorostů (dle výše uvedeného scénáře č. 1) (Wickett et al., 2014). Tu podporují i jiné studie, podle kterých jsou Setaphyta sesterská ke všem ostatním embryofytům (Karol et al., 2010; Puttick et al., 2018).
Jiné studie považují za sesterské k embryofytům výhradně játrovky (Clarke et al., 2011; Gao et al., 2010; Karol et al., 2010, 2001; Qiu et al., 2006) či výhradně hlevíky (Nishiyama and Kato, 1999; Wickett et al., 2014).

4. 1. Předek suchozemských rostlin

Kdo je vlastně předkem suchozemských rostlin? Tato otázka budí na vědeckém poli stále mnoho diskuzí, protože není zatím zcela uspokojivě zodpovězena. K jejímu zodpovězení jsou nezbytně nutná data z fylogenetických studií.

4. 1. 1. Charales a Coelochaetales

Do nedávna vědci považovali za vysoce pravděpodobnou hypotézu, že se suchozemské rostliny vyvinuly ze skupiny mnohobuněčných **Charophyt** náležejících do třídy **Charophyceae**. Ta zahrnuje jediný řád – **Charales**. Tato hypotéza byla založena zejm. na fylogenetické analýze 4 genů (kromě dvou plastidových také gen mitochondriální a jaderný) (Karol et al., 2001).

Charophyta (česky též charofyty, často označovány též jako „streptofytní řasy“ či Streptophytina) a embryofyty dohromady tvoří vývojovou větev označovanou jako **Streptophyta** (streptofyty). K té jsou sesterská **Chlorophyta** (chlorofyty), skupina všech ostatních zelených řas. Chlorophyta a Streptophyta společně dávají vzniknout podříši **Viridiplantae**.

Pracovalo se také s možností, že oním potencionálním předkem suchozemských rostlin mohou být řasy zahrnuté do řádu **Coleochaetales**, které jsou, stejně jako výše uvedené Charales, vláknité. Tuto teorii podporuje také multigenová fylogenetická studie (Finet et al., 2010).

Embryofyty a řasy řádů Charales a Coleochaetales spolu sdílí určité znaky, mezi něž patří např. přítomnost plazmodesmat v gametofytické fázi životního cyklu, oogamní typ sexuálního rozmnožování či apikální růst (Wickett et al., 2014).

Spolu s některými zástupci řádu Zygnematomyceae se u těchto rostlin vyskytuje **fragmoplast**, cytoskeletální struktura zapojená do procesu cytokineze (Wickett et al., 2014). Konkrétně byl výskyt zjednodušených fragmoplastů potvrzen u zástupců rodů *Spirogyra* (Fowke and Pickett-Heaps, 1969), *Mougeotia* (Pickett-Heaps and Wetherbee, 1987) a pravděpodobně i u *Zygnema* (Bakker and Lokhorst, 1987), u většiny zygnematofycetních řas ale fragmoplast chybí, nejspíš v důsledku jeho sekundární ztráty. Diskutována je i přítomnost fragmoplastu u řas z rodů *Cephaleuros* a *Trentepohlia*, tato hypotéza ale vyžaduje podrobnější studium (Chapman et al., 2001). Možné nezávislé původy fragmoplastu v různých rostlinných liniích se jeví jako nepravděpodobné. Opakovaný vznik v rámci evoluce je však možný u fykoplastu. Tento mikrotubulární systém plní obdobnou funkci jako fragmoplast, je však primitivnější – mitotické vřeténko se rozpadá úplně a nová struktura se tvoří kolmo k původnímu směru dělení (Jürgens, 2005; Pickett-Heaps, 1969). Odvozenější fragmoplast vzniká z pozůstatků mitotického vřeténka a dochází ke vzniku buněčné desky.

Podle přítomnosti či absence těchto charakteristik lze vyvodit, že tyto znaky (a) vznikly u embryofytů, Charales a Coleochaetales nezávisle nebo (b) vznikly u společného předka a následně byly u některých linií ztraceny (což je patrné u Zygnematomyceae) (Wickett et al., 2014).

4. 1. 2. Zygnematales

Nejpravděpodobnější teorií se v současné době zdá ta, podle které představuje linii sesterskou k embryofytům (čili spolu sdílí nejrecentnějšího společného předka) buď klad spojující Zygnematales s Coleochaetales (Laurin-Lemay et al., 2012; Wodniok et al., 2011), eventuálně samotný řád Zygnematales (Cíván et al., 2014; Timme et al., 2012). Provedeny byly analýzy

plastomů (Turmel et al., 2006) a sekvencí jaderných genů (Wodniok et al., 2011), pozornost byla věnována i ribozomálním genům kódujícím proteiny (Wickett et al., 2014). Byla také nově identifikována linie, která má fylogeneticky nejbližší k oddělovajícím se embryofytům (konkrétně podtřída Spiroglloeophycidae) (Cheng et al., 2019).

Takové výsledky byly neočekávané – strukturálně složitější Charales a Coleochaetales se ukázaly jako vzdáleněji příbuzné než Zygnematales, které jsou jednobuněčné, případně tvoří jen jednoduchá vlákna.

Absence plazmodesmat a pohyblivých buněk opatřených bičíky dokazuje, že u Zygnematales nejspíš došlo k **sekundární redukci morfologické complexity**. Ta nastala po divergenci ze společného předka sdíleného s Charales a Coleochaetales. Tato skutečnost koresponduje také se specifickým způsobem sexuální reprodukce spájeev, tzv. konjugací (spájením). Při ní dochází ke splynutí celých buněčných protoplastů, které se chovají jako izogamety a dokážou se amébovitě pohybovat kopulačním kanálkem. Specifické rozmnožováním prostřednictvím konjugace představuje adaptaci k terestrickým podmínkám – pohlavní proces tak může být uskutečněn i za absence vodního prostředí (Wodniok et al., 2011).

Stejnou problematikou se zabývali už předcházející autoři, kteří však dospěli k jiným závěrům v porovnání s týmem seskupeným kolem Sabiny Wodniok. Byla navržena hypotéza, že raná evoluce streptofytních řas se odehrávala ve vlhkých terestrických habitatech, kde se vyskytovali spíše jednodušší jednobuněční zástupci (Stebbins and Hill, 1980). Současné řasy spadající do řádů Charales, Coleochaetales, Klebsormidiales a Zygnematales považují za odvozené formy se sekundárně vodním životním stylem. Rychlá radiace v době počátku kolonizace souše předky moderních streptofytních řas by mohla vysvětlovat nejasné fylogenetické postavení čtyř výše uvedených linií, přičemž u řádu Zygnematales hovoří o zrychlené evoluci (Stebbins and Hill, 1980).

S tím však kontrastují recentnější studie, podle kterých se morfologická komplexita alespoň částečně vyvinula před samotnou radiací streptofytních řas. Morfologická komplexita současných Charales a Coleochaetales může představovat původní stav, přičemž u Zygnematales došlo k sekundární ztrátě tohoto stavu (Wodniok et al., 2011).

Platnost tohoto scénáře podporují hned dvě skutečnosti. Na základě dostupného fosilního materiálu bylo zjištěno, že morfologie Charales se od siluru v podstatě nezměnila. Druhým důkazem je absence homologů mnoha proteinů zahrnutých do vývoje morfologicky

komplexních embryofytních struktur, která byla prokázána u řádů Charales, Coleochaetales a Zygnematales. Mezi tyto proteiny patří např. Wuschel či GNOM (Wodniok et al., 2011).

Vzhledem k tomu, že evoluce mnohobuněčných struktur probíhá zřejmě převážně reorganizací a odlišnou regulací existujících genů, mohla se morfologická komplexita Charales a Coleochaetales vyvinout také nezávisle za využití nástrojů zděděných od společného předka streptofytních řas (Prochnik et al., 2010).

4. 2. **Fylogenetická pozice hlevíků**

Nejméně prostudovanou linií suchozemských rostlin jsou hlevíky, u nichž jsou v současné době kromě 2 transkriptomů zástupců rodu *Nothoceros* známy i genomy *Anthoceros*. Hlevíky představují klíčovou linii v rámci rostlinné fylogeneze, pro další studium je proto nutné navýšit množství genomických a transkriptomických výzkumů. Velkou roli při studiu hraje, vedle vysoké míry extinkce zástupců hlevíků, také vhodnost použitých fylogenetických modelů (Puttick et al., 2018). S rozvojem tohoto odvětví biologie tak lze očekávat i zpřesňování sestavených fylogenetických stromů. Ty jsou založeny zejména na morfologii exantních druhů (Wickett et al., 2014).

Recentní studie, v rámci které byly osekvenovány 3 genomy zástupců rodu *Anthoceros*, prokázala absenci celogenomových duplikací. Ty pravděpodobně fungují jako hnací motor evoluce, jejich prostřednictvím dochází ke vzniku genetické diverzity. Společným znakem, který hlevíky spojuje s mechy, játrovkami a cévnatými rostlinami, je však přítomnost genů umožňujících arbuskulární mykorhizu. Lze konstatovat, že genetickými předpoklady pro uskutečnění mykorhizy disponoval poslední společný předek suchozemských rostlin (jejich tzv. MRCA – dle anglického označení „most recent common ancestor“) (Li et al., 2020).

Možnými fylogenetickými vztahy, včetně zdůraznění role hlevíků, se zabývalo mnoho autorů. Puttick et al. (2018) shrnují 3 možné sesterské vztahy hlevíků vzhledem k ostatním liniím. Podle nich mohou být hlevíky:

- a) sesterské k Setaphyta v rámci monofyletických mechorostů;
- b) sesterské ke všem embryofytům;

c) sesterské k tracheofytům.

Tyto hypotézy jsou v souladu s výše jmenovanými studiemi větvení rostlinných linií.

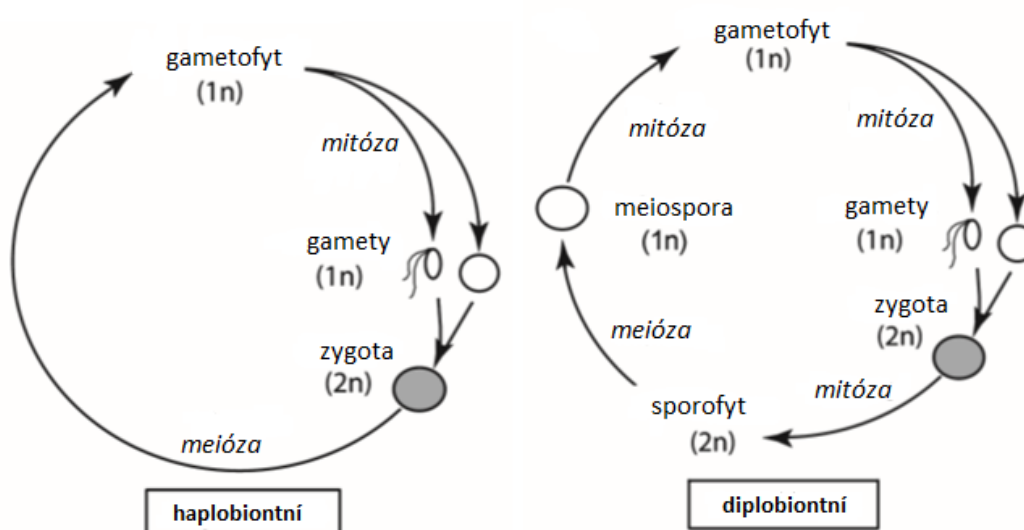
Wickettovy studie založené na fylogenomice, tj. fylogenetickém odvětví pracujícím s kompletními genomy, jasně prokázaly bazální pozici hlevíků a vyloučily možnost existence sesterského vztahu k tracheofytům (2014).

Ačkoliv se hypotézy různých autorů často značně rozcházejí, současné chápání fylogeneze je založeno na třech hlavních skutečnostech. Těmi jsou bazální pozice hlevíků, monofyletičnost mechorostů a sesterský vztah spájkivek k embryofytům.

5. Životní cykly

5. 1. Od haplobiontního k diplobiontnímu životnímu cyklu

V průběhu evoluce embryofytů došlo k postupnému posunu od jednoho typu životního cyklu k jinému. Původně se vyskytující **haplobiontní** životní cyklus, dnes typický pro sladkovodní Charophytes, je charakteristický jednou mnohobuněčnou haploidní generací, která představuje gametofyt. Postupem času převládl **diplobiontní** typ životního cyklu zahrnující střídání dvou mnohobuněčných generací – haploidní a diploidní (Niklas and Kutschera, 2010).



Obr. č. 5: Srovnání haplobiontního a diplobiontního životního cyklu (Niklas and Kutschera, 2010).

Pojmy „haplobiontní“ a „diplobiontní“ definují počet volně žijících stádií (jedno versus dvě). Úzce s nimi souvisí pojmy „haplontní“ a „diplontní“. Jako **haplontní** se označuje organismus, který je, s výjimkou zygoty, ve všech stádiích svého životního cyklu haploidní. Diploidní organismy s gametami jakožto jedinými haploidními stádií se definují jako **diplontní** organismy. Suchozemské rostliny jsou se svými haploidními a diploidními mitoticky se dělícími stádií představiteli **haplodiplontního** životního cyklu (Rensing, 2016), který se někdy také označuje jako **diplohaplontní** (Bennici, 2005).

V rámci diplobiontního životního cyklu lze rozlišit dvě protichůdné životní strategie. V případě mechorostů je dominantním stádiem haploidní gametofyt, u tracheofytů (čili plavuní, kapradin a semenných rostlin) dominanci přebírá diploidní sporofyt (Niklas and Kutschera, 2010).

Stále není jasné, jaký typ životního cyklu se vyskytoval u jejich společného předka. Stebbins a Hill připouští možnost existence diplobiontního životního cyklu (1980), jiné prameny s tímto tvrzením nesouhlasí. Pro odpověď na tuto otázku je nutné znát fylogenetické pozadí a pořadí divergence časných suchozemských rostlin (Niklas and Kutschera, 2010).

5. 2. Střídání generací

Za jednu z nejdůležitějších adaptací rostlin k životu v terestrickém prostředí je považována změna reprodukčních strategií. Uplatňuje se tzv. rodozměna (někdy též metageneze), jejíž podstatou je střídání dvou fází (generací) v rámci životního cyklu.

Gametofyt představuje haploidní generaci, čili fázi životního cyklu s jednou sadou chromozomů. Mitotickým dělením produkuje pohlavní buňky nebo-li **gamety**. Splynutím gamet vzniká **zygota**, ta už je však diploidní, čili obsahuje dvě sady chromozomů. Zygota dává vzniknout diploidní generaci označované jako **sporofyt**. Ten produkuje nepohlavní haploidní **spory**, a to prostřednictvím meiotického dělení. Ty spolu však, na rozdíl od gamet, nesplývají a vzniká z nich gametofyt.

Pokud panuje mezi gametofytem a sporofytem morfologická shoda (tvar i velikost), je takováto rodozměna označována jako **izomorfická** (někdy též **homomorfická** či **stejnotvará**). Jestliže se však gametofyt a sporofyt morfologicky liší, hovoříme o tzv. **heteromorfické** (**různotvaré**) rodozměně.

Střídání generací však není výhradní charakteristikou suchozemských rostlin. Rodozměnou prochází např. mořská zelená řasa *Ulva* (třída Ulvophyceae spadající mezi Chlorophyta), u které byl popsán izomorfický typ střídání generací. Výskyt rodozměny lze dále evidovat u některých zástupců hub a protist (zejm. dírkonožců a hlenek), dokonce i u jedné skupiny živočichů – salp.

5. 2. 1. Historie studia

Střídání generací u rostlin poprvé objevil a popsal **Wilhelm Friedrich Benedikt Hofmeister** (1824 – 1877). Tento německý biolog, profesor botaniky v Tübingenu a Heidelbergu, zabývající se mimo jiné i rostlinnou embryologií a genetikou, problematiku rodozměny rozebral ve své evolučně zaměřené práci z roku 1851. Vzhledem k postupné redukci gametofytu a jeho zvyšující se míře závislosti na sporofytu byla tehdy velice diskutována a zpochybňována přítomnost střídání generací u semenných rostlin. O tom svědčí i Hofmeisterovo označení „skrytá rodozměna“.

Rozlišoval dvě různé generace – sporofyt produkující spory a gametofyt produkující gamety. Autorství pojmů „sporofyt“ a „gametofyt“ však Hofmeisterovi přisuzováno není.

Termíny byly zavedeny o něco později, konkrétně roku 1874 **Ladislavem Josefem Čelakovským** (1834 – 1902), profesorem botaniky na Univerzitě Karlově. Střídání generací u rostlin studoval zejména na základě morfologických poznatků, což se později ukázalo nedostatečné pro naprosté objasnění celé problematiky – bylo nutné zahrnout i rozvíjející se fyziologii a cytologii. Problém lze demonstrovat na příkladu chaluhy rodu *Dictyota*, jejíž životní stádia jsou si morfologicky podobná, ale z cytologického hlediska se v mnoha znacích liší.

Dospěl k závěru, že lze rozeznat dvě protichůdné hypotézy o evolučním původu rodozměny: homologní a antitetickou (Bower, 1908).

Homologní střídání generací bylo studováno např. u chaluhy rodu *Dictyota*, ruduchy rodu *Polysiphonia* či zelené řasy *Ulva lactuca*. Sporofyt a gametofyt jsou od sebe morfologicky takřka nerozeznatelné, vyjma reprodukčních buněk – ty se liší svou ploeditou (haploidní gametofyt versus diploidní sporofyt). Zpočátku jsou stádia téměř identická, avšak vlivem selekčních tlaků se svými reprodukčními strategiemi specializují na konkrétní prostředí,

v němž se vyskytují. Suchozemské rostliny jsou podle tohoto scénáře odvozeny od řasových předků s izomorfní rodokmenovou. Zastáncem homologní teorie střídání generací se později stal např. americký botanik **John Merle Coulter** (1851 – 1928).

Antitetické střídání generací je charakteristické striktní odlišností sporofytu od gametofytu, a to jak svou morfologií, tak i osídlovaným habitatem. Sporofyt původně představoval formu nutričně závislou na gametofytu, jev lze dokonce označit za jeden z typů parazitismu. V průběhu evoluce se však sporofyt osamostatnil a stal se fotosyntetizujícím organismem fyziologicky nezávislým na gametofytu. Suchozemské rostliny jsou podle této hypotézy odvozeny od haploidního řasového předka s meioticky se dělicí zygotou. Mezi rostliny vykazující tento typ rodokmeny patří mechy a kapradiny. Jejím zastáncem byl např. americký botanik **Douglas Houghton Campbell** (1859 – 1953).

Postupným rozvojem vědy (zejm. fylogeneze a mikroskopie) došlo k dalšímu rozvoji těchto hypotéz a jejich modifikacím ve světle nově zjištěných poznatků. **Frederick Orpen Bower** (1855 – 1948) navrhuje použití nových pojmů pro tyto dvě hypotézy o původu rodokmeny – homologní teorii označuje jako **transformační** a antitetickou teorii jako **interpolační**, což lépe vystihuje původ nepohlavní generace suchozemských rostlin. V souladu s interpolační teorií měl předek diploidní jen zygotu, kdežto podle transformační teorie se sporofyt a gametofyt s odlišnou ploidii vyvinuly simultánně (Bower, 1908).

Bower na poč. 20. stol. navázal na koncepty W. Hofmeistera a L. J. Čelakovského. Dospěl k závěru, že gametofyt je haploidní, kdežto sporofyt diploidní – tato skutečnost zůstala Čelakovskému utajena. Sporofyt vnímal jako nově vzniklou strukturu vymezenou do životního cyklu mezi dva po sobě následující gametofytické jedince. Byl velkým propagátorem hypotézy, podle které byla evoluce antitetického střídání generací důležitým nástrojem během adaptace k životu v terestrickém prostředí.

Vzhledem k nejistotám panujícím okolo zahrnutí terestrializační události do Bowerovy studie může hypotézu zpochybňovat studie Stebbinse a Hilla (1980). Podle nich jednobuněčné, relativně nediferenciované řasy z třídy Charophyceae pronikly na souš, kde se projeví evoluční adaptační kroky. Významná je adaptabilita ploidie cyklu v závislosti na sezónních fluktuacích v habitatech či v místech styku dvou odlišných habitatů, dále také adaptabilita samotné polyploidie (což bylo dokázáno existencí polyploidních druhů řas).

Mnolibuněčné formy se vyvinuly ve vlhkých terestrických habitatech. Exantní řády dříve definovaného kmenu Charophyceae (Zygnematales, Coleochaetales a Charales) pak považují

za sekundárně vodní, což potvrzují i studie buněčné stěny. Lze tedy konstatovat, že Charophyceae obývaly terestrické prostředí ještě před vznikem antitetické rodozměny.

Diferenciace cévnatých rostlin) je podle Stebbinse a Hilla spojena s adaptací ke stabilním až klimaxovým habitatům, kdežto výskyt bezcévných forem rostlin je charakteristický pro pionýrské habitaty (Stebbins and Hill, 1980).

Gametofyt představuje evolučně původnější stádium životního cyklu. Bylo zjištěno, že gametofyty kapradin si zachovávají hlavní řasové charakteristiky, a to strukturální i fyziologické (např. rozmnožovací). Jejich existence je vázána na vodní či alespoň polovodní (semiakvatická) prostředí. Odvozenějším, recentnějším stádiem je sporofyt. Osidluje subaerická prostředí, čili prostředí mimo vodu, vyžaduje však trvalou vlhkost. V průběhu evoluce docházelo k postupnému nárůstu velikosti i komplexity sporofytu. Tento proces zároveň korespondoval s gametofytickou redukcí.

Střídání obou generací lze považovat za výslednou adaptaci původně (polo)vodních organismů k subaerickým podmínkám prostředí (Bower, 1908). Rozvoj sporofytu na úkor gametofytu by mohl být přirozeným důsledkem terrestrializace.

Např. u kapradin je gametofyt představován křehkými, jemnými strukturami. Je adaptován na vlhké lokality, a to morfologicky i svým sexuálním procesem, pro jehož uskutečnění vyžaduje tekoucí vodu. Naproti tomu robustnější struktura sporofytu je specializována na vystavení vzduchu a s tím související působení sucha. To je nutné pro efektivní disperzi spor, což je hlavní funkcí sporofytu. Typická je i vyšší míra diferenciace pletiv.

U primitivních rostlin byly v rámci střídání generací pozorovány různé variace, i přesto se však konstantně projevují charakteristiky antitetické teorie. Podle Bowera pochází tyto rostliny ze zelených vodních řas, které obývaly mělké sladkovodní plochy či přílivové zóny moří.

Pro sexuální proces je nezbytná přítomnost vody, což v těchto habitatech nepředstavuje žádný problém a sexuální rozmnožování může být uskutečněno takřka kdykoliv. Určité formy, pravděpodobně z důvodu úniku z kompetice, osídlily souš. Musely se tak adaptovat na prostředí, v němž se voda nevyskytuje trvale. Uskutečnění sexuálního procesu je tak možné jen po deštích, povodních či díky vydatnému působení rosy.

Za metodu umožňující zvýšení počtu potomků považuje Bower produkci spor. Ty vznikají v rámci sporofytu, který se vyvíjí ze zygoty. V subaerickém, suchém prostředí je disperze

spor zvýhodněna – jedinci mají šanci se dostat do vyšších a sušších oblastí, což pro ně představuje kompetiční výhodu a zároveň možnost zisku více světla pro asimilaci.

Proti Bowerovi vystoupil roku 1895 britský botanik **Dukinfield Henry Scott** (1854 – 1934), který v duchu homologní rodozměny tvrdil, že sporofyt byl odvozen z asexuální řasové stélky (Haig, 2008).

Kromě Bowerových myšlenek se na vědeckém poli vyskytovaly i hypotézy alternativní. Zastáncem jedné z nich byl britský botanik **Arthur Harry Church** (1865 – 1937). Přestože je už v současné době vytlačena na okraj zájmu pravděpodobnějšími teoriemi vysvětlujícími původ suchozemských rostlin, ve 20. – 30. letech se těšila velké oblibě. Hypotéza pochází z roku 1919 a definuje taxon *Thalassiphyta*, domnělou skupinou zelených řas, které se podobají moderním chaluham. Hlavním předmětem zájmu vědy byla tehdy morfologie a zkoumání analogií mezi jednotlivými skupinami rostlin (zde cévnaté rostliny a chaluhy), fylogenetické vztahy studovány nebyly.

5. 2. 2. Střídání generací u rhyniofytních rostlin

Fosilní pozůstatky rhyniofytních rostlin odhalují mj. také existenci střídání generací v rámci životních cyklů. Tato fosilně doložená rodozměna se jeví jako téměř homomorfická, čili odpovídá Bowerově transformační (homologní) hypotéze.

Fenomén rodozměny je níže popsán na příkladu jedné z těchto fosilních rostlin, ***Aglaophyton major*** (někdy též *Aglaophyton majus*).

Tato rostlina byla původně popsána jako ***Rhynia major*** (Kidston and Lang, 1920). Na základě objevu nových vzorků však byla přesunuta do nově ustanoveného rodu *Aglaophyton*, zejména na základě vodivých buněk tvořících centrální svazek (Edwards, 1986). Nebyly odhaleny ztlustěliny sekundární buněčné stěny u vodivých buněk, což bylo připisováno nedokonalé fosilizaci. Rostlina byla považována za cévnatou, to bylo později vyvráceno Edwardsem – podle něj se vodivé elementy strukturálně liší od tracheid a buňky vodivých pletiv připomínají spíš leptoidy a hydroidy některých mechorostů než sítkovice a tracheidy typické pro cévnaté rostliny (Edwards, 1986).

Aglaophyton major byla makroskopická rostlina o výšce kolem 18 cm. Tvořil ji systém bezlistých, poléhavých prýtů s průduchy, volně ležících na povrchu substrátu. Prýty vyrůstaly z rhizomu opatřeného rhizoidy. Pravidelně se dichotomicky větvily a přecházely do vzpřímených fertálních větví nesoucích terminální sporangia s triletními izosporami

o velikosti v rozmezí 45 – 80 μm (Wellman et al., 2006). V jejích pletivech byla prokázána přítomnost endomykorhizní houby *Glomites rhyniensis* tvořící intracelulární arbuskuly.

Aglaophyton major představoval sporofytickou fázi životního cyklu. Gametofyt, žijící nezávisle na sporofytu, byl popsán jako *Lyonophyton rhyniensis* (Remy and Remy, 1980). Na základě srovnání s ostatními gametofyty rostlin z rhyniových rohovců bylo konstatováno, že šlo o jednopohlavnou strukturu (Taylor et al., 2005), čili se vyvíjely buď anteridiofory (tj. gametofyty nesoucí antheridia, samčí gametangia označovaná v češtině též jako pelatky), nebo archegoniofory (tj. gametofyty nesoucí archegonia, samičí gametangia označovaná v češtině též jako zárodečníky).

Rozlišujeme několik gametofytických vývojových stádií. První z nich vzniká po vyklíčení spor, které probíhá v mikrobiálních matech (v nich obsažená voda napomáhá klíčení a zároveň představuje životní prostředí např. pro sinice). Je jím globulární stádium, které roste do výšky nad stěnu spory, z důvodu rapidní expanze protoplastu značně fragmentované. Prvním proběhnulším dělením, konkrétně příčným, dojde k rozpadu globulárního stádia, přičemž ze zevně orientovaných buněk vzniká vlastní gametofyt. Tyto buňky se dále dělí a dávají vzniknout apikálním buňkám. Následně dojde k odlišení 2 buněčných oblastí. Z vnějšího prstence mírně zploštělých buněk vzniká epidermis (ta je kutinizovaná a nachází se pod ní vrstva zvaná hypodermis). Vnitřní buňky, tvarem více izodiametrické, se během elongace dále dělí a výsledkem tohoto procesu je přechod gametofytu do druhé, „slzovité“ fáze. V tomto stádiu je gametofyt tvořen přibližně 10 vrstvami buněk. Další fází je tzv. protokorm. U něj a také u následně vznikajících gametangioforů byla prokázána přítomnost průduchů, a to na jejich svrchním povrchu, zejména v oblasti poblíž rhizoidů. V tomto vývojovém stádiu se však vývoj samčí a samičí linie počíná lišit.

V případě vývoje antheridioforů vzniká protokorm rozšířením distálních konců slzovitého gametofytu, následným vývojem získává struktura typický pohárkovitý tvar. Antheridiofory dosahují délky přibližně 2 cm a nesou přibližně 10 – 40 stopkatých antheridií, ze kterých se uvolňují bičíkaté gamety prostřednictvím malého póru. Jsou nevětvené, čímž se liší od samičích archegonioforů. Ty se dichotomicky větví a nesou archegonia, která jsou typicky zanořená pod povrch (Taylor et al., 2005).



Obr. č. 6: Životní cyklus *A. major*/*L. rhyniensis*; modré spory se vyvíjí v anteridiofory, červené spory v archegoniofory (Taylor et al., 2005).

Stádia vyvíjející se po procesu oplození zůstávají u gametofytů rostlin rhynijských rohovců stále neznámá. Jediné náznaky vyvíjející se sporofytické fáze životního cyklu lze tušit ve velkých buňkách shluknutých do pletiv ve vrcholové části archegonioforů, které byly pozorovány u *Remyophyton delicatum*, předpokládaného gametofytu přiřazeného ke sporofytické *Rhynia gwynne-vaughanii* (Kerp et al., 2003). Svým umístěním a velikostí by tyto buňky mohly odpovídat oněm postfertilizačním stádiím (Taylor et al., 2005).

Rhynia gwynne-vaughanii byla tvořena vzpřímenými, dichotomicky větvenými prýty o výšce kolem 18 cm. Ty vyrůstaly z rhizomu, který na příčném řezu vykazoval stejnou anatomii jako nadzemní části. Z rhizomu vyrůstaly drobné vláknité rhizoidy. Epidermis byla kryta tenkou kutikulou, do které byly zanořeny průduchy se dvěma ledvinovitými svěracími buňkami. Kolem úzkého centrálního svazku vodivých buněk byly nalezeny tenkostěnné buňky, představující pravděpodobně floém (Satterthwait and Schopf, 1972). Ten byl obklopen parenchymatickou kůrou sestávající ze dvou částí - vnitřní kůra byla tvořena buňkami s velkými mezibuněčnými prostory, kdežto úzká vnější část kůry těsněji nahloučenými buňkami. Z oválných terminálních sporangií na vrcholech některých větví se uvolňovaly tetrády spor o průměru kolem 40 μm charakteristické výraznou ornamentací v podobě lišt, rostlina byla homosporická. Celkový habitus byl více monopodiální než u *Aglaophyton major* díky velkému množství krátkých adventivních větví. Její gametofyt, *Remyophyton delicatum*, byl, stejně jako u *Aglaophyton major*, jednopohlavný. Gametangiofory se lišily svou velikostí – archegoniofory byly vyšší (10–15 mm) než antheridiofory (4–8 mm).

Různé způsoby fragmentace prýtu a přítomnost vypouklin s narušeným vodivým pletivem naznačují časté rozmnožování nepohlavním způsobem - klonální rostliny byly schopné rychle a efektivně kolonizovat různé typy prostředí (Taylor et al., 2005).

6. Molekulární aspekty terestrializace

Již delší dobu provází biologii snaha o osvětlení procesu terestrializace. Počátky výzkumu se opíraly o morfologické adaptace k životu na souši. V posledních letech, kdy vzkvétá molekulární biologie a zvyšuje se dostupnost genomických dat, se vědci snaží molekulární přístup aplikovat i na výzkum přechodu rostlin na souš. Rostliny musely během terestrializace čelit třem hlavním výzvám – těmi jsou desikace, teplotní stres a zvýšená expozice UV záření. Právě pro překonání těchto problémů byla nutná řada fyziologických a molekulárních adaptací, jež se vyvinuly u streptofytních řas před vznikem samotných embryofytů.

Nejvýraznějšími oblastmi studia jsou fytohormony, dále např. fenoly či izopreny, které jsou výchozími látkami pro syntézu mnoha komplexnějších látek. Významné jsou také četné biopolymery, zejm. níže popsány lignin, kutin, suberin a sporopolenin.

Z hlediska molekulární biologie bylo prokázáno, že embryofyty se od svých řasových předků liší zejména svými membránovými lipidy, složením buněčné stěny a obsaženými fytohormony (Evkaikina et al., 2014).

Genomy suchozemských rostlin jsou charakteristické geny kódujícími nové biochemické dráhy (např. syntéza kutinu, fenyylpropanoidů, terpenoidů, kyseliny salicylové či ligninu), novými signálními drahami (zejm. fytohormon auxin, dále strigolaktony či jasmonáty) a zvýšenou diverzitou transkripčních faktorů (Bowman et al., 2017).

Bylo prokázáno, že geny zvyšující odolnost vůči biotickým a abiotickým stresům byly společným předkem Zygnematophyceae a embryofytů přijaty prostřednictvím horizontálního přenosu genů („HGT“ z anglického „horizontal gene transfer“) z půdních bakterií. Tento proces se udál přibližně před 580 miliony lety. HGT mohl nastat rámci procesu přenosu endosymbiotických genů při vzniku semiautonomních organel – plastidů a mitochondrií (Ku et al., 2015). Tato hypotéza by s sebou ale nesla i mnoho genových ztrát u bakterií i rostlin. Platnosti teorie napomáhá fakt, že půdní bakterie obývají prakticky stejné prostředí jako

společný předek Zygnematophyceae a embryofytů. Důsledkem zisku nových genů byly rozsáhlé duplikace a neofunkcionalizace zodpovědné za expanzi těchto genů.

Mezi tyto geny, seskupené do genových rodin, patří např. rodiny GRAS, PYR/PYL/RCAR, geny YUC, PAL či MTPSL (microbial terpene-synthase-like) (Bowman et al., 2017). Jejich role v terestrializaci však nadále zůstává předmětem studia. U společného předka Zygnematophyceae a embryofytů došlo ke vzniku nebo expanzi těchto genových rodin. Při přechodu rostlin ze suchozemského prostředí zpět do vody došlo k několika nezávislým ztrátám genů, např. těch z genové rodiny GRAS podílejících se mj. i na arbuskulárně-mykorrhizní symbióze. Ztrácí se i celá řada morfologických struktur a modifikací.

Nezávisle pak vzniklo hned několik skupin **sekundárně vodních rostlin**. Tento proces nastal kromě krytosemenných rostlin (např. *Ranunculus*, *Lemna* nebo *Zostera*) a výtrusných cévnatých rostlin (např. *Isoetes* nebo vodní kapradiny *Azolla*, *Salvinia* a *Marsilea*) i u mechů (např. *Fontinalis*) a játrovek (např. *Riccia*) (Stebbins and Hill, 1980).

6. 1. Biopolymery

Biopolymery, označované též jako biomakromolekuly, jsou organické látky vznikající kondenzací nízkomolekulárních látek a rozkládající se prostřednictvím hydrolýzy. Jednotlivé stavební bloky, monomery, dávají vzniknout výslednému polymeru. Tyto látky plní v živých organismech široké spektrum funkcí.

6. 1. 1. Sporopolenin

Pro životaschopnost spor je nutná existence extrémně stabilního biopolymeru, sporopoleninu. Nepodléhá snadno rozkladu činnostmi organismů (zejm. hub a bakterií) a přetrvává i miliony let, což z něj činí ideální materiál, který lze studovat ve fosilizovaných sedimentech.

Tato organická látka, nacházející se kromě povrchu spor i v exině pylových zrn, je tvořena směsí fenylypropanoidů, mastných kyselin, lipidů, karotenoidů a fenolů. Podílí se na mechanické ochraně spor (příp. pylových zrn) a hraje významnou roli ve vodním režimu – zabraňuje vysychání a tím i možnému poškození struktur.

Výskyt sporopoleninu byl prokázán už před evolucí mnohobuněčných sporofytů (Brown and Lemmon, 2011). Bylo zjištěno, že sporopolenin byl produkován řasou *Coleochaete* (Delwiche et al., 1989) a některými zástupci řádu Charales (Waters, 2003). Je vlastností charakteristickou pro všechny suchozemské rostliny.

6. 1. 2. Lignin

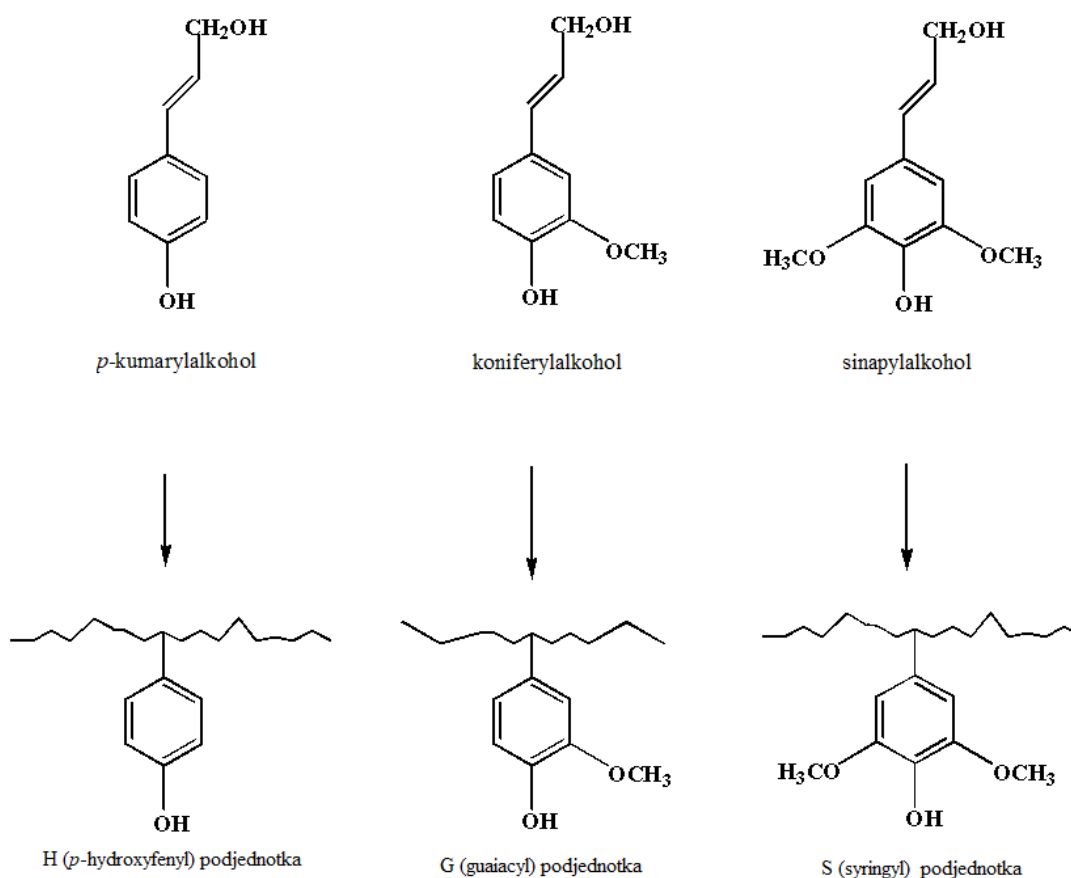
Vývoj ligninu byl významnou evoluční novinkou uplatňující se při terestrializaci. Jeho počátky se datují do doby přibližně před 450 miliony lety, kdy rostliny přebírají vládu nad terestrickými ekosystémy. Adaptaci k novým habitatům jim usnadňoval právě souběžně se vyvíjející lignin, který měl hluboký dopad na formování terestrického prostředí. V současné době je jeho množství v biosféře natolik významné, že je, v závěsu za celulózou, druhou nejzastoupenější organickou sloučeninou naší planety. S celulózou je lignin dokonce úzce spjat – spojuje totiž celulóзовé molekuly do dlouhých polymerů, které se následně shlukují do mikrofibril.

Jeho primární rolí je zpevnění vodivých pletiv prostřednictvím procesu lignifikace („dřevnatění“). V nich je lokalizován zejména v sekundárních buněčných stěnách, kde se zároveň i syntetizuje ze stavebních kamenů vzniklých v Golgiho aparátu (primární buněčná stěna a střední lamela však mohou být také impregnovány ligninem). Díky způsobené rigiditě xylémových buněk a tracheid napomáhá rostlině k vyrovnání se s podtlakem vznikajícím při transportu vody z kořenů.

Plní také funkci ochrannou – některá semena vykazují vysokou míru lignifikace z důvodu ochrany embrya v nich obsaženého. V neposlední řadě působí lignin také jako bariéra vůči zkonsumování rostlinných pletiv býložravými živočichy či mikroby.

Lignin je biopolymer odvozený od fenyylpropanoidů, konkrétně derivátů kyseliny skořicové (zejm. esterů). Z těch vznikají fenyylpropanové (hydroxyskořicové) alkoholy, jejichž monomery představují základní složku syntézy ligninu. Rozlišujeme 3 základní monomery (prekurzory ligninu, tzv. monolignoly): *p*-kumarylalkohol (parakumarylalkohol), koniferylalkohol a sinapylalkohol. Ty dávají vzniknout třem základním ligninovým podjednotkám: H (*p*-hydroxyfenyl), G (guaiacyl) a S (syringyl) (Whetten and Sederoff, 1995). Vzhledem k tomu, že lignin postrádá pravidelnou strukturu a sestavování podjednotek,

je vhodné ho označovat jako směs heterogenních látek místo zavádějícího pojmu „sloučenina“.



Obr. č. 7: Ligninové monomery a podjednotky (<http://www.uky.edu/~dhild/biochem/18/lect21.html>).

Různá procenta zastoupení jednotlivých monolignolů a ligninových podjednotek jsou, spolu s vzájemnými propojeními mezi nimi, odpovědné za širokou škálu biologických funkcí ligninu. V primární funkci ligninu, zpevnění buněčných stěn, se uplatňuje G lignin, v odvozenějších funkcích, jako např. v mechanicko-chemické obraně rostliny, hrají hlavní roli odvozenější typy ligninu, zejm. S lignin.

Jednotlivé varianty ligninů se liší svými fyzikálně-chemickými vlastnostmi nejen v rámci druhu, ale i u pletiv jedné rostliny či v závislosti na prostředí či ontogenetickém stádiu (Campbell and Sederoff, 1996).

U krytosemenných rostlin a některých plavuní (*Selaginella*) převládá S (zastoupení 40 – 61 %) a G lignin (zastoupení 35 – 49 %) (Weng et al., 2008). U travin se významněji uplatňuje

i H lignin (4 – 15 %). V rámci nahosemenných rostlin dominuje G lignin a příležitostně se uplatňuje i H lignin. Přítomnost ligninu typu S však potvrzena nebyla (Creighton et al., 1944).

Z hlediska pletivové specifity se S lignin vyskytuje hojně ve floému, v případě tracheid převažuje G lignin. Existence různých ligninových chemotypů může být považována za důsledek genových duplikací a následných subfunkcionalizací či neofunkcionalizací.

Analýzy buněčných stěn Charophytes prokázaly přítomnost ortologů několika fenylpropanoidových genů. Biosyntetická dráha se totiž vyvinula z ancestrálního fenylpropanoidového metabolismu a pravý lignin vznikl až díky oxidativnímu spojování (tzv. coupling) jednotlivých fenylpropanoidových alkoholů. Polymery podobné struktury, vznikající stejně jako lignin z hydroxyskořicových alkoholů, byly objeveny u *Coleochaete* (Delwiche et al., 1989).

U jiných řas (např. z rodu *Klebsormidium*) byly odhaleny ortology fenylalaninamoniaklyázy, enzymu stojícího na počátku fenylpropanoidového metabolismu, který vede k syntéze monolignolů (Sørensen et al., 2011).

Přítomnost ligninu v pletivech byla dlouhou dobu považována za charakteristickou výhradně pro cévnaté rostliny. Překvapivým zjištěním však bylo, že pravý lignin (a to dokonce obsahující všechny tři podjednotky – H, S i G) se vyskytuje i u bezcévné ruduchy druhu *Calliarthron cheilosporioides*. Jeho funkce je zřejmě ochranná, a to před biotickými (zabránění zkonzumování) i abiotickými (UV záření) negativními vlivy. Přítomnost ligninu u ruduch je patrně důsledkem konvergentní evoluce a paralelního vývoje (Martone et al., 2009).

O absenci ligninu u mechorostů v současné době není sporu (Lewis and Yamamoto, 1990). V jejich pletivech se ale mohou vyskytovat **lignany**, které vznikají, stejně jako lignin, z monolignolů.

6. 1. 3. Kutin

Neméně důležitou organickou látkou, důležitou při ustanovování terestrické flory, byl kutin. Tento degradovatelný biopolymer je hlavní součástí rostlinné kutikuly, v závislosti na konkrétním druhu, podmínkách a ontogenetickém stádiu tvoří 40 – 80% jejího objemu. Spolu s ním se dále v kutikule vyskytují další 2 hlavní složky – nedegradovatelný kutan

(izolovaný ze sukulentních rostlin s CAM typem metabolismu) a rozpustné vosky tvořené dlouhými řetězci mastných kyselin, které jsou syntetizovány v endoplazmatickém retikulu. Vosky lze v rámci kutikuly rozdělit do 2 skupin. Epikutikulární vosky, pod nimiž se nachází vlastní kutikula, obsahují zejména alkany a volné mastné kyseliny. Dlouhé alifatické řetězce a primární alkoholy jsou zase základní stavební složkou vosků intracelulárních.

Kutin a kutan vykazují rozdílný potenciál zachování ve fosíliích. Důvodem je odlišné zastoupení chemických vazeb – stavební bloky kutinu jsou propojeny relativně slabými esterovými vazbami, kdežto u kutanů tuto roli přebírají odolnější etherové můstky.

Ve fosilním záznamu lze kutan těžko odlišit od algaenanu, rezistentního alifatického biopolymeru, jehož funkce zůstává stále spekulativní (Versteegh and Riboulleau, 2010).

Význam kutikuly spočívá zejména v tvorbě bariéry mezi rostlinou a prostředím. Je nepropustná pro vodu a její mocnost je nejvyšší u xerofytních rostlin nucených s vodou hospodařit co nejefektivněji. Podílí se také na transpiraci – ta se označuje jako kutikulární nebo též pokožková.

Dalším typem je stomatární (průduchová) transpirace, kdy vodní pára opouští rostlinu průduchovou štěrbinou. V případě, že má rostlina lenticely (čočinky), může transpirace probíhat i jejich prostřednictvím (tzv. lenticelární nebo-li peridermální transpirace).

O evoluci biosyntetické dráhy kutinu a následném vzniku kutikuly toho není příliš známo. Je však prokázáno, že kutinizovaný povrch měla už *Cooksonia* nebo zástupci rohu *Rhynia*.

6. 1. 4. Suberin

Pro úplnost zmiňme ještě význam lipofilního biopolymeru suberinu. Stejně jako v případě kutinu a ligninu se jedná o makromolekuly typické pro embryofyty, nachází se v jejich buněčných stěnách. Jeho primární funkcí je tvorba bariéry zabráňující transportu vody. V závislosti na místě jeho depozice se podílí i na ochraně před patogeny, vysušením či působením ohně. Omezuje také transport iontů a difúzi plynů. Molekuly suberinu jsou tvořeny alifatickými a aromatickými monomery (ty vznikají fenyylpropanoidní drahou). Jejich zastoupení je druhově specifické, každý typ se navíc podílí na jiné funkci a je lokalizován v jiném kompartmentu – alifatická doména hraje hlavní roli v omezení transportu a je lokalizována v prostoru mezi primární buněčnou stěnou a cytoplazmatickou membránou,

kdežto aromatická doména se uplatňuje zejména v inhibici napadení patogeny a je lokalizována v primární buněčné stěně (Kolattukudy, 2001). U některých druhů rostlin se výrazněji uplatňuje glycerol, který propojuje alifatické monomery.

Suberin vykazuje nízký potenciál zachování ve fosilních materiálech, vzhledem ke svému smíšenému složení z alifatických a aromatických monomerů je navíc obtížně detekovatelný.

Výše uvedené biopolymery se v buňkách nevyskytují samostatně, ale jsou navzájem provázány. Suberiny a ligniny se kovalentně vážou k lipidům a sacharidům, ligniny se kovalentně vážou k suberinům a v menší míře i ke kutinům.

6. 2. Fytohormony

Jako fytohormony se označují signální molekuly v podobě organických nízkomolekulárních látek s růstově regulační funkcí. V rostlinách, kde slouží k přenosu informací na kratší i delší vzdálenosti, vznikají jako přirozené metabolity a jsou přítomny jen ve velmi nízkých koncentracích (10^{-6} – 10^{-9} M). Vývojové procesy rostlin jsou ovlivňovány změnou koncentrace fytohormonu spolu s modulací citlivosti pletiv k působení tohoto fytohormonu, signály rostliny rozpoznávají prostřednictvím receptorů. V porovnání s živočišnými hormony vykazují vysokou míru pleiotropismu účinků – tzn., že jsou méně specifické, vykazují širší spektrum projevů a je jich tedy potřeba menší počet než u živočichů. Výrazným rysem fytohormonů je i jejich vzájemná kooperace. Průběh fyziologických procesů tak často závisí na vzájemném poměru dvou či více fytohormonů. Např. organogeneze při *in vitro* kultivaci je závislá na poměru auxinů a cytokininů v kultivačním médiu – převažuje-li auxin, je upřednostněn vývoj kořenů, kdežto prýť se vyvíjí vlivem převažujícího vlivu cytokininu. Z dalších příkladů lze uvést poměr kyseliny abscisové a cytokininů, jež má vliv na ultrastrukturu plazmodesmů (Botha and H.M. Cross, 2000).

Zpravidla se rozlišuje šest základních skupin fytohormonů – auxiny, cytokininy, gibereliny, kyselina abscisová, etylén a brasinosteroidy. Mezi další látky s růstově regulační funkcí patří např. kyseliny jasmonové (jasmonáty) a salicylová, strigolaktony, polyaminy, oxid dusnatý či peptidové hormony.

Určité látky s růstově regulační funkcí (tzv. růstové regulátory, růstové látky či morforegulátory) lze připravit i v laboratorních podmínkách, jako fytohormony však označujeme pouze látky přirozeného původu.

Bylo prokázáno, že evolučně starými fytohormony (či látkami s růstově regulační funkcí) jsou cytokininy, auxiny (IAA), brassinosteroidy, ethylén a kyselina abscisová (ABA). Tyto látky se vyskytovaly už u řasového předka suchozemských rostlin. Gibereliny a jasmonáty se vyvinuly až později (Evkaikina et al., 2014).

Přítomnost cytokininu i auxinu není výhradní vlastností suchozemských rostlin. Charakter účinku se však napříč jednotlivými liniemi liší.

V případě cytokininů panuje rozdíl v množství přítomných typů konjugátů – u krytosemenných rostlin lze pozorovat jejich široké spektrum, kdežto u mechů a Charophyceae se nachází podstatně méně konjugátů (Auer, 1997). Pro rostliny jsou nezbytné – konjugace s molekulami cukrů kontroluje koncentraci cytokininů v pletivech.

Hladina auxinu, přítomného u zelených řas (tedy i u předka embryofytů), je u krytosemenných rostlin také regulována pomocí konjugátů s jinými metabolity, zejm. glukózou a amidy. Konjugace nebyla prokázána u Charophytes a jatrovek – u nich kontrolní funkci hladiny auxinu přebírá méně efektivní kontrola syntézy a degradace (Cooke et al., 2002). Hlevíky a mechy sice jsou schopny konjugace, stejně jako u cytokininů je ale biochemická diverzita konjugátů podstatně nižší, než je tomu u cévnatých rostlin.

Osekvenováním jaderného genomu *Mesotaenium endlicherianum* byla u Zygnematophyceae potvrzena přítomnost PYR/ PYL/RCAR, genové rodiny, jež se uplatňuje jako receptor rozpoznávající kyselinu abscisovou (Cheng et al., 2019). Za první skupinou řas, u které byla odhalena kompletní sada genů zprostředkující signalizaci pomocí ABA, tedy lze považovat právě spájkivé řasy (de Vries and Rensing, 2020).

7. Závěr

Proces terestrializace rostlin byl původcem dalekosáhlých změn životního prostředí. Neprojevil se jen na souši, kde stál na počátku formování terestrických ekosystémů – měl také vliv na změnu složení atmosféry, jelikož expandující rostliny ve velké míře spotřebovávaly oxid uhličitý a uvolňovaly kyslík.

I přes značný vědecký pokrok, který nastal v posledních letech zejména v oblasti molekulární biologie, nelze s naprostou jistotou určit předka suchozemských rostlin. Tím jsou nejspíš Zygnematales, případně klad spojující Zygnematales s Coleochaetales. Lze očekávat, že s přibývajícím množstvím poznatků, získaných zejména fylogenetickými výzkumy za využití osekvenovaných genomů řasových zástupců, bude přibývat důkazů, na jejichž základě bude možné identifikovat předka embryofytů s větší jistotou než doposud. Velký vliv hraje také vhodnost použitých fylogenetických metod.

Ačkoliv se od sebe závěry studií různých autorů často liší, lze obecně konstatovat, že v současné době je dobře fylogeneticky podložena bazální pozice hlevíků, monofyletičnost mechorostů a sesterský vztah spájkivých řas k embryofytům.

Rekonstrukce fylogenetických vztahů vč. stanovení předka suchozemských rostlin je úzce provázána se studiem evoluce vlastností rostlin, které umožnily přežití rostlin v nově kolonizovaných habitatech. Došlo ke vzniku specializovaných orgánů (kořen, stonek, list) a pletiv (mechanická, krycí, vodivá, zásobní), diferenciaci těchto struktur napomáhaly četné organické látky, zejm. biopolymery.

Těmito vlastnostmi se rostliny bránily účinku stresorů, z nichž třemi nejvýznamnějšími byly desikace, teplotní stres a vysoký stupeň UV záření. V tomto boji jim pomáhaly geny zvyšující odolnost, které byly přijaty horizontálním genovým přenosem z půdních bakterií přibližně před 580 miliony lety.

8. Použitá literatura

- Auer, C.A., 1997. Cytokinin conjugation: recent advances and patterns in plant evolution. *Plant Growth Regulation* 23, 17–32. <https://doi.org/10.1023/A:1005998307340>
- Bakker, M.E., Lokhorst, G.M., 1987. Ultrastructure of mitosis and cytokinesis in *Zygnema* sp. (Zygnematales, Chlorophyta). *Protoplasma* 138, 105–118. <https://doi.org/10.1007/BF01281019>
- Bennici, A., 2005. A Fundamental Plant Evolutionary Problem: The Origin of Land-plant Sporophyte; Is a New Hypothesis Possible? *Biology Forum / Rivista di Biologia* 93, 469–480.
- Botha, C.E.J., H.M. Cross, R., 2000. Towards reconciliation of structure with function in plasmodesmata—who is the gatekeeper? *Micron* 31, 713–721. [https://doi.org/10.1016/S0968-4328\(99\)00108-0](https://doi.org/10.1016/S0968-4328(99)00108-0)
- Bower, F.O., 1908. The origin of a Land Flora. *Z.Ver-erbungslehre* 1, 263–265. <https://doi.org/10.1007/BF01990593>
- Bowman, J.L., Kohchi, T., Yamato, K.T., Jenkins, J., Shu, S., et al., 2017. Insights into Land Plant Evolution Garnered from the *Marchantia polymorpha* Genome. *Cell* 171, 287–304.e15. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2017.09.030>
- Boyce, C.K., 2008. How green was *Cooksonia*? The importance of size in understanding the early evolution of physiology in the vascular plant lineage. *Paleobiology* 34, 179–194. [https://doi.org/10.1666/0094-8373\(2008\)034\[0179:HGWCTI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0094-8373(2008)034[0179:HGWCTI]2.0.CO;2)
- Brown, R.C., Lemmon, B.E., 2011. Spores before sporophytes: hypothesizing the origin of sporogenesis at the algal–plant transition. *New Phytologist* 190, 875–881. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03709.x>
- Campbell, M.M., Sederoff, R.R., 1996. Variation in Lignin Content and Composition (Mechanisms of Control and Implications for the Genetic Improvement of Plants). *Plant Physiol* 110, 3–13.
- Chapman, R.L., Borkhsenius, O., Brown, R.C., Henk, M.C., Waters, D.A., 2001. Phragmoplast-mediated cytokinesis in *Trentepohlia*: results of TEM and immunofluorescence cytochemistry. | Microbiology Society.

- Cheng, S., Xian, W., Fu, Y., Marin, B., Keller, J., et al., 2019. Genomes of Subaerial Zygnematophyceae Provide Insights into Land Plant Evolution. *Cell* 179, 1057–1067.e14. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2019.10.019>
- Civáň, P., Foster, P.G., Embley, M.T., Séneca, A., Cox, C.J., 2014. Analyses of Charophyte Chloroplast Genomes Help Characterize the Ancestral Chloroplast Genome of Land Plants. *Genome Biol Evol* 6, 897–911. <https://doi.org/10.1093/gbe/evu061>
- Clarke, J.T., Warnock, R.C.M., Donoghue, P.C.J., 2011. Establishing a time-scale for plant evolution. *New Phytologist* 192, 266–301. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03794.x>
- Cooke, T.J., Poli, D., Sztein, A.E., Cohen, J.D., 2002. Evolutionary patterns in auxin action, in: Perrot-Rechenmann, C., Hagen, G. (Eds.), *Auxin Molecular Biology*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 319–338. https://doi.org/10.1007/978-94-010-0377-3_5
- Creighton, R.H.J., Gibbs, R.D., Hibbert, H., 1944. Studies on Lignin and Related Compounds. LXXV. Alkaline Nitrobenzene Oxidation of Plant Materials and Application to Taxonomic Classification1. <https://doi.org/10.1021/ja01229a010>
- de Vries, J., Rensing, S.A., 2020. Gene gains paved the path to land. *Nat. Plants* 6, 7–8. <https://doi.org/10.1038/s41477-019-0579-5>
- * Delaux, P.-M., Hetherington, A.J., Coudert, Y., Delwiche, C., Dunand, C., et al., 2019. Reconstructing trait evolution in plant evo–devo studies. *Current Biology* 29, R1110–R1118. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.09.044>
- Delwiche, C.F., Graham, L.E., Thomson, N., 1989. Lignin-Like Compounds and Sporopollenin Coleochaete, an Algal Model for Land Plant Ancestry. *Science* 245, 399–401. <https://doi.org/10.1126/science.245.4916.399>
- Edwards, D.S., 1986. *Aglaophyton major*, a non-vascular land-plant from the Devonian Rhynie Chert. *Botanical Journal of the Linnean Society* 93, 173–204. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1986.tb01020.x>
- Evkaikina, A.I., Romanova, M.A., Voitsekhovskaja, O.V., 2014. Evolutionary aspects of non-cell-autonomous regulation in vascular plants: structural background and models to study. *Front. Plant Sci.* 5. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00031>

- Finet, C., Timme, R.E., Delwiche, C.F., Marlétaz, F., 2010. Multigene Phylogeny of the Green Lineage Reveals the Origin and Diversification of Land Plants. *Current Biology* 20, 2217–2222. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.11.035>
- Fowke, L.C., Pickett-Heaps, J.D., 1969. Cell Division in Spirogyra. II. Cytokinesis. *Journal of Phycology* 5, 273–281. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1969.tb02614.x>
- * Gao, L., Su, Y.-J., Wang, T., 2010. Plastid genome sequencing, comparative genomics, and phylogenomics: Current status and prospects. *Journal of Systematics and Evolution* 48, 77–93. <https://doi.org/10.1111/j.1759-6831.2010.00071.x>
- * Haig, D., 2008. Homologous Versus Antithetic Alternation of Generations and the Origin of Sporophytes. *Bot. Rev* 74, 395–418. <https://doi.org/10.1007/s12229-008-9012-x>
- Hueber, F.M., Banks, H.P., 1967. Psilophyton Princeps: The Search for Organic Connection. *Taxon* 16, 81–85. <https://doi.org/10.2307/1216887>
- * Jones, V.A.S., Dolan, L., 2012. The evolution of root hairs and rhizoids. *Annals of Botany* 110, 205–212. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs136>
- * Jürgens, G., 2005. Plant cytokinesis: fission by fusion. *Trends in Cell Biology* 15, 277–283. <https://doi.org/10.1016/j.tcb.2005.03.005>
- Karol, K.G., Arumuganathan, K., Boore, J.L., Duffy, A.M., Everett, K.D., et al., 2010. Complete plastome sequences of *Equisetum arvense* and *Isoetes flaccida*: implications for phylogeny and plastid genome evolution of early land plant lineages. *BMC Evol Biol* 10, 321. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-321>
- Karol, K.G., McCourt, R.M., Cimino, M.T., Delwiche, C.F., 2001. The Closest Living Relatives of Land Plants. *Science* 294, 2351–2353. <https://doi.org/10.1126/science.1065156>
- Kenrick, P., Wellman, C.H., Schneider, H., Edgecombe, G.D., 2012. A timeline for terrestrialization: consequences for the carbon cycle in the Palaeozoic. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367, 519–536. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0271>
- Kerp, H., Trewin, N.H., Hass, H., 2003. New gametophytes from the Early Devonian Rhynie chert. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences* 94, 411–428. <https://doi.org/10.1017/S026359330000078X>

- Kidston, R., Lang, W.H., 1920. XXVI.—On Old Red Sandstone Plants showing Structure, from the Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire. Part III. *Asteroxylon Mackiei*, Kidston and Lang. *Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh* 52, 643–680. <https://doi.org/10.1017/S0080456800004506>
- * Kolattukudy, P.E., 2001. Polyesters in Higher Plants, in: Babel, W., Steinbüchel, A. (Eds.), *Biopolyesters, Advances in Biochemical Engineering/Biotechnology*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 1–49. https://doi.org/10.1007/3-540-40021-4_1
- Laurin-Lemay, S., Brinkmann, H., Philippe, H., 2012. Origin of land plants revisited in the light of sequence contamination and missing data. *Current Biology* 22, R593–R594. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.06.013>
- Lenton, T.M., Crouch, M., Johnson, M., Pires, N., Dolan, L., 2012. First plants cooled the Ordovician. *Nature Geoscience* 5, 86–89. <https://doi.org/10.1038/ngeo1390>
- * Lewis, N.G., Yamamoto, E., 1990. Lignin: Occurrence, Biogenesis and Biodegradation. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 41, 455–496. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.41.060190.002323>
- Li, F.-W., Nishiyama, T., Waller, M., Frangedakis, E., Keller, et al., 2020. *Anthoceros* genomes illuminate the origin of land plants and the unique biology of hornworts. *Nature Plants* 6, 259–272. <https://doi.org/10.1038/s41477-020-0618-2>
- Libertín, M., Kvaček, J., Bek, J., Štorch, P., 2018a. Plant Diversity of The Mid Silurian (Lower Wenlock, Sheinwoodian) Terrestrial Vegetation Preserved in Marine Sediments from The Barrandian Area, The Czech Republic. *Fossil Imprint* 74, 327–333. <https://doi.org/10.2478/if-2018-0020>
- Libertín, M., Kvaček, J., Bek, J., Žárský, V., Štorch, P., 2018b. Sporophytes of polysporangiate land plants from the early Silurian period may have been photosynthetically autonomous. *Nature Plants* 4, 269–271. <https://doi.org/10.1038/s41477-018-0140-y>
- Lyon, A.G., Edwards, D., 1991. The first zosterophyll from the Lower Devonian Rhynie Chert, Aberdeenshire. *Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh* 82, 324–332. <https://doi.org/10.1017/S0263593300004193>
- Magallón, S., Hilu, K.W., Quandt, D., 2013. Land plant evolutionary timeline: Gene effects are secondary to fossil constraints in relaxed clock estimation of age and substitution rates. *American Journal of Botany* 100, 556–573. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200416>

- Martone, P.T., Estevez, J.M., Lu, F., Ruel, K., Denny, et al., 2009. Discovery of Lignin in Seaweed Reveals Convergent Evolution of Cell-Wall Architecture. *Current Biology* 19, 169–175. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.12.031>
- Morris, J.L., Puttick, M.N., Clark, J.W., Edwards, D., Kenrick, P., et. al., 2018. The timescale of early land plant evolution. *Proc Natl Acad Sci USA* 115, E2274–E2283. <https://doi.org/10.1073/pnas.1719588115>
- * Niklas, K.J., Kutschera, U., 2010. The evolution of the land plant life cycle. *New Phytologist* 185, 27–41. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03054.x>
- Nishiyama, T., Kato, M., 1999. Molecular phylogenetic analysis among bryophytes and tracheophytes based on combined data of plastid coded genes and the 18S rRNA gene. *Mol Biol Evol* 16, 1027–1036. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026192>
- Pickett-Heaps, J.D., 1969. The evolution of the mitotic apparatus : an attempt at comparative ultrastructural cytology in dividing plant cells. *Cytobios* 1, 257–280.
- Pickett-Heaps, J.D., Wetherbee, R., 1987. Spindle function in the green alga *Mougeotia*: Absence of anaphase A correlates with postmitotic nuclear migration. *Cell Motility* 7, 68–77. <https://doi.org/10.1002/cm.970070109>
- Prochnik, S.E., Umen, J., Nedelcu, A.M., Hallmann, A., Miller, S.M., et al., 2010. Genomic Analysis of Organismal Complexity in the Multicellular Green Alga *Volvox carteri*. *Science* 329, 223–226. <https://doi.org/10.1126/science.1188800>
- Puttick, M.N., Morris, J.L., Williams, T.A., Cox, C.J., Edwards, D., et al., 2018. The Interrelationships of Land Plants and the Nature of the Ancestral Embryophyte. *Current Biology* 28, 733-745.e2. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.01.063>
- Qiu, Y.-L., Li, L., Wang, B., Chen, Z., Knoop, V., Groth-Malonek, M., et al., 2006. The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence. *PNAS* 103, 15511–15516. <https://doi.org/10.1073/pnas.0603335103>
- Remy, W., Remy, R., 1980. *Lyonophyton rhyniensis* nov. gen. et nov. spec., ein Gametophyt aus dem Chert von Rhynie (Unterdevon, Schottland). *Argum Paleobot.*

- Rensing, S.A., 2016. (Why) Does Evolution Favour Embryogenesis? *Trends in Plant Science* 21, 562–573. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.02.004>
- Rice, C.M., Ashcroft, W.A., Batten, D.J., Boyce, A.J., Caulfield, J.B.D., et al., 1995. A Devonian auriferous hot spring system, Rhynie, Scotland. *Journal of the Geological Society* 152, 229–250. <https://doi.org/10.1144/gsjgs.152.2.0229>
- Satterthwait, D.F., Schopf, J.W., 1972. Structurally Preserved Phloem Zone Tissue in Rhynia. *American Journal of Botany* 59, 373–376. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1972.tb10107.x>
- Sørensen, I., Pettolino, F.A., Bacic, A., Ralph, J., Lu, F., et al., 2011. The charophycean green algae provide insights into the early origins of plant cell walls. *The Plant Journal* 68, 201–211. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113X.2011.04686.x>
- Stebbins, G.L., Hill, G.J.C., 1980. Did Multicellular Plants Invade the Land? *The American Naturalist* 115, 342–353.
- Strother, P.K., Al-Hajri, S., Traverse, A., 1996. New evidence for land plants from the lower Middle Ordovician of Saudi Arabia. *Geology* 24, 55–58. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(1996\)024<0055:NEFLPF>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1996)024<0055:NEFLPF>2.3.CO;2)
- Taylor, T.N., Kerp, H., Hass, H., 2005. Life history biology of early land plants: Deciphering the gametophyte phase. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102, 5892–5897. <https://doi.org/10.1073/pnas.0501985102>
- Timme, R.E., Bachvaroff, T.R., Delwiche, C.F., 2012. Broad Phylogenomic Sampling and the Sister Lineage of Land Plants. *PLOS ONE* 7, e29696. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029696>
- Turnel, M., Otis, C., Lemieux, C., 2006. The Chloroplast Genome Sequence of *Chara vulgaris* Sheds New Light into the Closest Green Algal Relatives of Land Plants. *Mol Biol Evol* 23, 1324–1338. <https://doi.org/10.1093/molbev/msk018>
- Versteegh, G.J.M., Riboulleau, A., 2010. An organic geochemical perspective on terrestrialization. *Geological Society, London, Special Publications* 339, 11–36. <https://doi.org/10.1144/SP339.3>
- Vries, J. de, Archibald, J.M., 2018. Plant evolution: landmarks on the path to terrestrial life. *New Phytologist* 217, 1428–1434. <https://doi.org/10.1111/nph.14975>

- * Waters, E.R., 2003. Molecular adaptation and the origin of land plants. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, Plant Molecular Evolution 29, 456–463. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2003.07.018>
- Wellman, C.H., 2006. Spore assemblages from the Lower Devonian ‘Lower Old Red Sandstone’ deposits of the Rhynie outlier, Scotland. *Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh* 97, 167–211. <https://doi.org/10.1017/S0263593300001449>
- Wellman, C.H., Kerp, H., Hass, H., 2006. Spores of the Rhynie chert plant *Aglaophyton* (Rhynia) major (Kidston and Lang) D.S. Edwards, 1986. *Review of Palaeobotany and Palynology*, A tribute to Muriel Fairon-Demaret 142, 229–250. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2006.04.009>
- Wellman, C.H., Osterloff, P.L., Mohiuddin, U., 2003. Fragments of the earliest land plants. *Nature* 425, 282–285. <https://doi.org/10.1038/nature01884>
- Weng, J.-K., Li, X., Stout, J., Chapple, C., 2008. Independent origins of syringyl lignin in vascular plants. *PNAS* 105, 7887–7892. <https://doi.org/10.1073/pnas.0801696105>
- Westall, F., Southam, G., 2006. The early record of life. Washington DC American Geophysical Union Geophysical Monograph Series 164, 283–304. <https://doi.org/10.1029/164GM18>
- * Whetten, R., Sederoff, R., 1995. Lignin Biosynthesis. *Plant Cell* 7, 1001–1013.
- Wickett, N.J., Mirarab, S., Nguyen, N., Warnow, T., Carpenter, E., et al., 2014. Phylotranscriptomic analysis of the origin and early diversification of land plants. *Proc Natl Acad Sci USA* 111, E4859–E4868. <https://doi.org/10.1073/pnas.1323926111>
- Wodniok, S., Brinkmann, H., Glöckner, G., Heidel, A.J., Philippe, H., Melkonian, M., Becker, B., 2011. Origin of land plants: Do conjugating green algae hold the key? *BMC Evolutionary Biology* 11, 104. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-104>

* označuje sekundární citace